

TESIS DOCTORAL

**Universidad Nacional de Cuyo
Programa de Postgrado en Biología**

**“Efecto del cambio de uso del suelo en la
diversidad funcional de coleópteros
copro-necrófagos del Bosque Atlántico:
patrones y mecanismos propuestos”**

Autora

Lic. Victoria Carolina Giménez Gómez

Director

Dr. Gustavo A. Zurita

Co-directores

Dr. José R. Verdú

Dr. Rodolfo Carrara



Mendoza (Argentina) - 2019



UNIVERSIDAD NACIONAL DE CUYO
PROGRAMA DE POSTGRADO EN BIOLOGÍA
PROBIOL



**EFFECTO DEL CAMBIO DE USO DEL SUELO EN LA DIVERSIDAD FUNCIONAL
DE COLEÓPTEROS COPRO-NECRÓFAGOS DEL BOSQUE ATLÁNTICO:
PATRONES Y MECANISMOS PROPUESTOS**

AUTORA

Lic. Victoria Carolina Giménez Gómez

DIRECTOR

Dr. Gustavo A. Zurita

CO-DIRECTORES

Dr. José R. Verdú

Dr. Rodolfo Carrara

**TESIS PRESENTADA PARA OPTAR AL TÍTULO DE DOCTOR DE LA UNIVERSIDAD NACIONAL
DE CUYO EN EL ÁREA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**



RESUMEN

El disturbio antrópico de los ecosistemas naturales produce cambios en la estructura de la vegetación, el microclima y las características del suelo. Los coleópteros copro-necrófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) son sensibles a estos cambios y esto tiene gran implicancia teniendo en cuenta los importantes roles ecológicos que cumplen, como la remoción y enterramiento de materia orgánica. Al comparar el ambiente natural (bosque nativo) con diferentes usos de la tierra (con y sin cobertura de dosel) en el Bosque Atlántico del Alto Paraná, en esta tesis se propone 1) estudiar el efecto del disturbio antrópico sobre la diversidad funcional (utilizando rasgos morfológicos, etológicos y fisiológicos) y 2) evaluar los posibles rasgos que pueden ser considerados como mecanismos de respuesta al disturbio (tipo de recurso utilizado, endotermia, termorregulación y límites térmicos). Los resultados muestran que la diversidad funcional del ensamble de coleópteros copro-necrófagos en el bosque nativo se mantiene en los usos de la tierra con cobertura de dosel y sin ganado (plantación madura de pino) y es diferente en aquellos usos de la tierra con cobertura de dosel y con ganado (parquizado y silvopastoril) y en el uso de la tierra sin cobertura de dosel y con ganado (potrero para ganadería). La variación en rasgos fisiológicos (endotermia, termorregulación y límites térmicos) constituirán el principal mecanismo asociado al menor uso de ambientes disturbados, debido a los cambios en condiciones de microclima que ocurren con la pérdida de la cobertura de dosel, seguido por la variación en rasgos etológicos y morfológicos (asociados con la preferencias tróficas). La principal recomendación de manejo sugerida a partir de los resultados obtenidos es que el mantenimiento de la cobertura de dosel, ya sea nativa o exótica, es esencial para preservar parte de la comunidad de coleópteros copro-necrófagos y, junto con esto, las funciones ecológicas llevadas a cabo por ellos.



“Inquirir la verdad, encontrarla y proclamarla”

Unamuno, Ortega y Bergamín... La buena nota, de Rafael Ripoll 2003

Es el escarabajo unigénito autor de sí mismo, compuesto de mortal especie hecha de sórdida masa, sin ayuntamiento venéreo, y formador de la figura del mundo. Este que se engendra y vive entre la inmundicia hedionda, muere con el olor suave de la rosa; y así pintado por sí solo, es símbolo y jeroglífico del hombre valeroso y valiente que huye de los deleites y regaladas blanduras, ocupado en continuo trabajo y por esto los traían los soldados esculpidos en los anillos y por divisa los capitanes romanos..... Jerónimo de Huerta, Hist. Nat. X, XXVIII-anotación



Dedicada a mis padres, ellos se lo merecen todo



ÍNDICE GENERAL

I INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
I.1 INTRODUCCIÓN.....	2
<i>Efecto del disturbio antrópico sobre la diversidad biológica.....</i>	<i>2</i>
<i>Efecto del disturbio antrópico sobre la diversidad funcional, funciones y servicios ecosistémicos.....</i>	<i>3</i>
<i>Coleópteros copro-necrófagos como modelo para estudios de diversidad funcional: análisis de los mecanismos de respuesta frente al disturbio antrópico en el Bosque Atlántico del Alto Paraná.....</i>	<i>7</i>
I.2 OBJETIVOS.....	8
I.3 ESTRUCTURA DE LA TESIS	9
II METODOLOGÍA GENERAL	12
II.1 ÁREA DE ESTUDIO.....	13
II.2 GRUPO DE ESTUDIO	18
<i>Familia Scarabaeidae: Subfamilia Scarabaiena.....</i>	<i>18</i>
<i>Importancia</i>	<i>21</i>
II.3 METODOLOGÍA DE CAPTURA DEL GRUPO DE ESTUDIO.....	21
<i>Trampas de caída para captura muerta.....</i>	<i>22</i>
<i>Trampas de caída para captura viva</i>	<i>22</i>
<i>Captura manual: Corralitos</i>	<i>23</i>
II.4 IDENTIFICACIÓN TAXONÓMICA.....	24
III MECANISMOS ECOLÓGICOS DE RESPUESTA AL DISTURBIO	25
III. 1 INTRODUCCIÓN	26
III.2 METODOLOGÍA	28
<i>Diseño de muestreo de nicho trófico</i>	<i>28</i>
<i>Análisis de datos</i>	<i>30</i>
III.3 RESULTADOS	32
<i>Eficiencia del muestreo y riqueza de especies</i>	<i>32</i>
<i>Análisis de solapamiento de nicho trófico a nivel de ensamble</i>	<i>33</i>
<i>Análisis de preferencia trófica y solapamiento de nicho trófico a nivel de especie</i>	<i>34</i>
III.4 DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN	37
<i>Diversidad de especies, solapamiento de nicho trófico y uso del ambiente a nivel de ensamble</i>	<i>37</i>

<i>Preferencias tróficas y solapamiento de nicho trófico a nivel de especie</i>	38
<i>Conclusión</i>	40
III.5 MATERIAL SUPLEMENTARIO	41
<i>Figuras</i>	41
<i>Tablas</i>	42
IV MECANISMOS FISIOLÓGICOS DE RESPUESTA AL DISTURBIO ANTRÓPICO	46
IV.1 INTRODUCCIÓN	47
IV.2 METODOLOGÍA	50
<i>Área de estudio</i>	50
<i>Caracterización de actividad diaria y parámetros fisiológicos</i>	50
<i>Análisis de datos</i>	60
IV.3 RESULTADOS	62
<i>Selección de especies</i>	62
<i>Actividad diaria</i>	63
<i>Endotermia</i>	63
<i>Termorregulación en vuelo</i>	64
<i>Límites térmicos superiores</i>	66
IV.4 DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN	68
<i>Endotermia</i>	68
<i>Termorregulación en vuelo</i>	69
<i>Límites térmicos superiores</i>	71
<i>Patrones fisiológicos generales asociados al disturbio antrópico</i>	73
<i>Conclusión</i>	75
IV.5 MATERIAL SUPLEMENTARIO	77
<i>Metodología</i>	77
<i>Figuras</i>	80
<i>Tablas</i>	82
<i>Apéndice de gráficas de fisiología</i>	91
V DIVERSIDAD FUNCIONAL ASOCIADA AL DISTURBIO ANTRÓPICO	111
V.1 INTRODUCCIÓN	112
V.2 METODOLOGÍA	115
<i>Diseño de muestreo para caracterizar la riqueza de especies</i>	115

<i>Cálculo de la diversidad funcional y análisis de datos</i>	116
V.3 RESULTADOS	119
<i>Diversidad taxonómica, selección de especies y de rasgos funcionales</i>	119
<i>Comparación de la diversidad funcional</i>	120
V.4 DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN	125
<i>Considerando todos los rasgos funcionales</i>	125
<i>Considerando rasgos funcionales individualmente</i>	127
<i>Conclusión</i>	129
V.5 MATERIAL SUPLEMENTARIO	131
<i>Metodología</i>	131
<i>Figuras</i>	140
<i>Tablas</i>	143
VI CONSIDERACIONES GENERALES	147
VI.1 CONCLUSIONES	148
VI.2 ASPECTOS NOVEDOSOS DE LA TESIS	153
VI.3 PROYECCIONES	154
VI.4 PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS	155
VI.5 TRABAJOS ADICIONALES DERIVADOS DE LA TESIS	156
BIBLIOGRAFÍA	157
AGRADECIMIENTOS	187

ÍNDICE DE FIGURAS

- FIGURA 1.** Gráfico de efecto del disturbio antrópico sobre la diversidad funcional, funciones ecosistémicas, servicios ecosistémicos y riqueza de especies. Las flechas continuas representan efectos directos y las flechas punteadas efectos indirectos. La línea punteada en verde representa el efecto indirecto del disturbio sobre los servicios ecosistémicos a través de la riqueza de especies y la naranja a través de la diversidad funcional. Finalmente la línea de puntos que une riqueza de especies con diversidad funcional representa la posible correlación entre ambas. Modificado de Díaz et al. 2007a y Mayfield et al. 2010.....5
- FIGURA 2.** A) Distribución original y B) Remanente de bosque (actualizado al 2003) del Bosque Atlántico del Alto Paraná. En la figura B, extraída de Di Bitetti et al. 2003, en verde oscuro se muestra el remanente de bosque nativo.....14
- FIGURA 3.** Bosque Atlántico del Alto Paraná, Argentina, con los diferentes usos de la tierra: A) Bosque Nativo, B) Plantación madura de pinos, C) Parquizado, D) Silvopastoril y E) Potrero para ganadería.....18
- FIGURA 4.** Antenas lameladas características del grupo de coleópteros de la familia Scarabaeidae. Estas antenas lameladas quedan representadas por tres lamelas juntas y dispuestas una sobre la otra, por ello se las conoce como “antenas trilameladas”19
- FIGURA 5.** Grupos de coleópteros copro-necrófagos clasificados de acuerdo a su estrategia de nidificación, modificado de Doube 1990..... 20
- FIGURA 6.** Modelo de trampa pitfall para captura muerta de coleópteros copro-necrófagos. 22
- FIGURA 7.** Modelo de trampa pitfall para captura viva de coleópteros copro-necrófagos. 23
- FIGURA 8.** Modelo de trampa para captura manual de coleópteros copro-necrófagos, “corralitos”. Las especies telecópridas (A) que llegan hacer la bola de alimento y al querer rodarla hacia los lados quedan atrapadas en la zanja que rodea el centro del corralito, las especies paracópridas (B) hacen sus túneles debajo del recurso y las especies endocópridas (C) se quedan sobre el recurso. 24
- FIGURA 9.** Diseño de muestreo para muestreo de nicho trófico. El diseño consistió en una grilla de 150 m x 150 m en la cual se colocaron 16 trampas pitfall separas entre sí por 50 m. Las trampas fueron cebadas con siete tipos de recursos que los coleópteros copro-necrófagos consumen en su ambiente natural (bosque nativo) y están representadas en esta figura por el color de los círculos: Círculo azul = carroña, rojo = estiércol de felino, verde = estiércol de tapir, violeta = estiércol de corzuela, naranja = hongos en descomposición, celeste = frutos en descomposición, negro = estiércol de mono y los círculos vacíos representan el control, es decir trampas que no fueron cebadas. Si bien en la gráfica se los presenta en cierto orden, en cada una de las réplicas la distribución de las trampas con diferentes cebos fue al azar...30
- FIGURA 10.** Riqueza de especies de coleópteros copro-necrófagos (cuartiles, mediana y valores atípicos) en el bosque nativo (BN) y cuatro usos de la tierra (PP: plantación madura de pinos, PZ: parquizado, SP: silvopastoril y PG: potrero para ganadería) en el Bosque Atlántico del Alto Paraná. Medianas con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$). 32
- FIGURA 11.** Solapamiento de nicho trófico (cuartiles, mediana y valores atípicos) en el bosque nativo (BN) y cuatro usos de la tierra (PP: plantación madura de pinos, PZ: parquizado, SP: silvopastoril y PG: potrero

para ganadería) en el Bosque Atlántico del Alto Paraná. Medianas con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$). 33

FIGURA 12. Análisis factorial de correspondencia basado en la preferencia trófica de los coleópteros copro-necrófagos y análisis de clúster basado en el solapamiento de nicho trófico en el bosque nativo y cuatro usos de la tierra en el Bosque Atlántico del Alto Paraná. Los números en la primer figura corresponden a los cebos utilizados: (1) control, (2) carroña, (3) frutos en descomposición, (4) estiércol de felino, (5) hongos en descomposición, (6) estiércol de mono, (7) estiércol de corzuela y (8) estiércol de tapir.. 36

FIGURA 13. Temperatura a lo largo de un día en los cinco ambientes seleccionados: bosque nativo (línea azul), parquizado (línea roja), plantación madura de pinos (línea celeste), silvopastoril (línea violeta) y potrero para ganadería (línea verde). Estos registros fueron tomados con sensores de temperaturas (HOBO-ProV 2) ubicados al ras del suelo. A partir de estos datos se pueden identificar periodos relativamente homogéneos de temperatura: 7:00 – 10:30, 10:30 - 14:30, 14:30 - 18:00, 18:00 – 24, 24 – 7:00 h. Los periodos están separados en el gráfico por líneas punteadas. 52

FIGURA 14. Experimentos de endotermia y termorregulación en vuelo de coleópteros copro-necrófagos del Bosque Atlántico del Alto Paraná. A) Los coleópteros copro-necrófagos fueron fijados y suspendidos en el aire con un alfiler con parafina, la parafina se utilizó para fijar el individuo desde el pronoto al alfiler y el alfiler, a su vez, estaba fijado a una estructura metálica con forma de L. Cerca de cada individuo se colocó una lámpara de tubos fluorescentes de 60 W para estimularlos con el calor de la luz; B) Los coleópteros copro-necrófagos fueron colocados en un recipiente de plástico circular y sobre éste se colocó una lámpara de tubos fluorescentes de 60 W para estimularlos con el calor de la luz. El papel film que cubría el recipiente circular utilizado para que los individuos al volar no se escaparan, era lo suficientemente fino (0.01 mm) para no provocar disturbio en las medidas sobre los individuos que estaban dentro del recipiente. 54

FIGURA 15. Representación gráfica del experimento de endotermia y termorregulación en coleópteros copro-necrófagos adultos del Bosque Atlántico del Alto Paraná. El círculo azul representa el área seleccionada para medir la $T_{tórax}$, el círculo rojo representa el área seleccionada para medir la $T_{abdomen}$ y el verde representa el área seleccionada para medir la $T_{ambiente}$. Los círculos transparentes con bordes negros representan los momentos y las temperaturas utilizadas para calcular la endotermia (despegue) ($T_{tórax} - T_{ambiente}$) y las líneas negras representan las pendientes de cada curva de temperatura utilizadas para estimar el patrón de termorregulación. 55

FIGURA 16. Experimento de respirometría de termolímite montado en la Universidad de Alicante – España, para medir los límites térmicos superiores de coleópteros copro-necrófagos del Bosque Atlántico del Alto Paraná, Argentina. 56

FIGURA 17. Representación del experimento de respirometría de termolímite en coleópteros copro-necrófagos adultos del Bosque Atlántico del Alto Paraná para determinar sus límites térmicos superiores. La figura está dividida en nueve fases de acuerdo a los cambios en CO_2 , H_2O y comportamiento de los individuos en el tiempo: 1) Fase de equilibrio, 2) Fase de inicio de estrés (SST: Start Stress Temperature), 3) Fase de termorregulación (HRT: Heat Regulation Temperature), 4) Fase de rampa (RR: Ramping Rate), 5) Fase de estabilización, 6) Fase crítica (CT_{max} : Máximo Critical Temperature), 7) Fase mortal (ULT: Upper Lethal Temperature), 8) Fase post-mortal (PMT: Post Mortal Temperature) y 9) Fase de caída exponencial (ED: Exponential Decay). Modificado de Lighton y Turner (2004). 58

- FIGURA 18.** Interacción en endotermia entre ambientes cerrados vs abiertos en especies diurnas (color rosado) y crepusculares/nocturnas (color celeste) del Bosque Atlántico del Alto Paraná. Junto con los valores promedio de endotermia se muestra el intervalo de confianza para cada grupo de especies. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$). 64
- FIGURA 19.** Resultados de los experimentos de termorregulación en vuelo de coleópteros copro-necrófagos del Bosque Atlántico del Alto Paraná. En todos los casos las especies no termorregulan y de acuerdo a sus pendientes ($pT_{\text{tórax}}$, pT_{abdomen} y pT_{ambiente}) y diferencias de pendientes se observan tres mecanismos: A) hay diferencias entre la $pT_{\text{tórax}} - pT_{\text{abdomen}}$ y no hay diferencias entre la $pT_{\text{abdomen}} - pT_{\text{ambiente}}$; B) no hay diferencias entre la $pT_{\text{abdomen}} - pT_{\text{ambiente}}$, las mismas son levemente positivas y no hay diferencias entre la $pT_{\text{tórax}} - pT_{\text{ambiente}}$; y C) no hay diferencias entre la $pT_{\text{abdomen}} - pT_{\text{ambiente}}$, las mismas son negativas y no hay diferencias entre la $pT_{\text{tórax}} - pT_{\text{ambiente}}$. Las imágenes que acompañan cada patrón son ejemplos de especies que cumplen con cada uno de los patrones: A) *Coprophanaeus saphirinus*, B) *Coprophanaeus cyanescens* y C) *Canthon smaragdulus*. 65
- FIGURA 20.** Diferencia en límites térmicos superiores entre especies que hacen uso de ambientes cerrados (bosque nativo, plantación madura de pinos, parqueizado y silvopastoril) y abiertos (potrero para ganadería) en el Bosque Atlántico del Alto Paraná, a partir de modelos lineales generalizados mixtos con comparaciones a posteriori. A: SST (Start Stress Temperature), B: HRT (Heat Regulation Temperature), C: CTmax (Maximum Critical Temperatura) y D: ULT (Upper Lethal Temperature). Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$). Las especies de ambientes abiertos presentan mayor SST y HRT que las especies de ambientes cerrados, y no hay diferencia en CTmax y ULT entre las especies que hacen uso de diferentes ambientes. 68
- FIGURA 21.** Diseño de muestreo para caracterizar la diversidad taxonómica en el Bosque Atlántico del Alto Paraná. El diseño consistió en una grilla de 150 m x 150 m en la cual se colocaron 16 trampas de caída para captura muerta separadas entre sí por 50 m. Las trampas fueron cebadas con dos tipos de cebos principales que los coleópteros copro-necrófagos consumen y están representadas en esta figura por el color de los círculos: círculo negro = carroña y círculo blanco = heces humanas. 116
- FIGURA 22.** Comparación de diversidad funcional y riqueza de especies entre el bosque nativo (BN) y diferentes usos de la tierra: plantación madura de pino (PP), parqueizado (PZ), silvopastoril (SP) y potrero para ganadería (PG). Las barras grises claras representan al índice de diversidad funcional no ponderado FDc (community-based functional diversity), las barras grises oscuras al índice de diversidad funcional ponderado por la abundancia wFDc (weighted community-based functional diversity) y las azules a la riqueza de especies. Sobre las barras, medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$) (Prueba de Fisher's LSD). 121
- FIGURA 23.** Comparación de diversidad funcional entre el bosque nativo (BN) y diferentes usos de la tierra: plantación madura de pino (PP), parqueizado (PZ), silvopastoril (SP) y potrero para ganadería (PG); teniendo en cuenta diferentes grupos de rasgos: A) rasgos morfológicos, B) etológicos y C) fisiológicos. Las barras grises claras representan el índice de diversidad funcional FDc que no considera las abundancias (community-based functional diversity) y las grises oscuras al índice wFDc que tiene en cuenta las abundancias (weighted community-based functional diversity). Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$) (Prueba de Fisher's LSD) 124
- FIGURA 24.** Mecanismos asociados a la respuesta de las especies en el Bosque Atlántico del Alto Paraná. En la figura A se presentan los mecanismos de respuesta principales que estarían asociados al uso de ambientes sin cobertura de dosel: mecanismos fisiológicos y que es el resultado principal de la tesis, y en la figura B

se proponen los mecanismos de respuesta que podrían estar asociados al uso de ambientes disturbados, con o sin cobertura de dosel y con o sin ganado. BN = bosque nativo, PP = plantación madura de pino, PZ = parqueizado, SP = silvopastoril y PG = potrero para ganadería. 152

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1. Descripción de las condiciones climáticas del bosque nativo y cuatro usos de la tierra en el Bosque Atlántico del Alto Paraná. En la tabla se describe la temperatura mínima ($T^{\circ}\text{min}$), máxima ($T^{\circ}\text{max}$), promedio ($T^{\circ}\text{promedio}$) y la humedad promedio ($H^{\circ}\text{promedio}$) durante el día y la noche. Los datos presentados corresponden al mes de noviembre de 2014.	17
TABLA 2. Fases del experimento de respirometría de termolímite en coleópteros copro-necrófagos adultos del Bosque Atlántico del Alto Paraná para determinar sus límites térmicos superiores. La descripción de cada fase estuvo basada en los cambios de comportamiento observados en los videos, y de los cambios en CO_2 y H_2O de los individuos en el tiempo (FIGURA 5). 1) Fase de equilibrio, 2) Fase de inicio de estrés (SST: Start Stress Temperature), 3) Fase de termorregulación (HRT: Heat Regulation Temperature), 4) Fase de rampa (RR: Ramping Rate), 5) Fase de estabilización, 6) Fase crítica (CTmax: Máximo Critical Temperature), 7) Fase mortal (ULT: Upper Lethal Temperature), 8) Fase post-mortal (PMT: Post Mortal Temperature) y 9) Fase de caída exponencial (ED: Exponential Decay).....	59
TABLA 3. Resultados de análisis a posteriori para comparar los límites térmicos (SST: Start Stress Temperature, HRT: Heat Regulation Temperature, CTmax: Maximum Critical Temperature y ULT: Upper Lethal Temperature) en el grupo de especies diurnas vs crepusculares/nocturnas en ambientes cerrados (bosque nativo, plantación madura de pino, parquizado y silvopastoril) y abierto (potrero para ganadería). E = estimado (efecto de cada contraste), t = estadístico y p = p valor.....	67
TABLA 4. Resultados del análisis multivariado teniendo en cuenta los resultados de los índices multidimensionales (FEve equidad funcional, FDis dispersión funcional, FDiv divergencia funcional y FSpe especiación funcional) para comparar entre el bosque nativo y diferentes usos de la tierra en el Bosque Atlántico del Alto Paraná, Argentina. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$) (Prueba de Hotelling, MANOVA). En la tabla se presentan los valores medios de cada variable para cada ambiente y luego, resaltado en negrita, el valor promedio (indicado en todos los casos como “prom”) para cada una de las variables teniendo en cuenta los grupos de ambientes que resultan del análisis multivariado (resaltado en negrita).....	122



I INTRODUCCIÓN GENERAL



I.1 INTRODUCCIÓN

La elevada tasa de pérdida de biodiversidad que se está produciendo a escala global, está asociada a dos procesos: a “procesos aleatorios” que se producen por la reducción de ambientes naturales por *fenómenos naturales* como incendios, sequías y huracanes, entre otros; y a “procesos no aleatorios” que son resultado de los cambios producidos por *el hombre*, por ejemplo: tala de bosques, contaminación, caza, minería, agricultura y pastoreo, entre otros (Díaz *et al.* 2007a). En todos los casos, si bien cada especie responde de forma diferencial a estos cambios, de acuerdo a su nicho ecológico, el impacto negativo sobre la biodiversidad es muy significativo (Christie y Hochuli 2008). El **nicho ecológico** describe un conjunto de condiciones (bióticas y abióticas) dentro de las cuales un organismo presenta un crecimiento poblacional positivo (Hutchinson 1957). De acuerdo a esta definición, los individuos hacen uso de ambientes específicos bajo determinado rango de condiciones ambientales y de recursos que les permiten desarrollarse y reproducirse, lo que constituye su nicho fundamental (por ejemplo, temperatura y humedad específica, estructura del suelo adecuada, disponibilidad de alimento, entre otras). Debido a que las especies interactúan entre sí, cuando en el nicho fundamental se consideran tales interacciones (como por ejemplo la competencia) se lo denomina nicho realizado (Diamond *et al.* 2011); por lo tanto el nicho realizado de una especie es el espacio ecológico en el cuál los individuos pueden sobrevivir (Krebs 2009) y es el de interés en esta tesis.

Efecto del disturbio antrópico sobre la diversidad biológica

En las últimas décadas el **disturbio antrópico** ha sido identificado como la principal causa de pérdida de diversidad biológica en los ecosistemas naturales (Dirzo y Raven 2003), causando la extinción del 5-20% de las especies (Chapin *et al.* 2000). La diversidad biológica de un ambiente la constituye el conjunto de genes, individuos, especies, poblaciones o comunidades; dependiendo de la escala a la que se la mida. Si bien estos disturbios incluyen una gran variedad de acciones antrópicas (por ejemplo, cambio climático, especies invasoras, sobre-explotación); en esta tesis se referirá principalmente al reemplazo de los ecosistemas naturales por diferentes usos de la tierra



(Daily 1995, Chapin *et al.* 2000, Díaz y Cabido 2001). La expansión de la agricultura, ganadería y las plantaciones forestales en regiones de bosques tropicales y subtropicales ha tenido una fuerte influencia sobre los patrones naturales de riqueza y composición de las comunidades (Davies y Margules 1998, Myers *et al.* 2000, Myers y Knoll 2001, Novacek y Cleland 2001, Arellano *et al.* 2008, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017). Estos cambios en el uso de la tierra se proyectan, a nivel global, como la mayor amenaza a la biodiversidad para el año 2100 (Chapin *et al.* 2000).

El reemplazo de los ecosistemas naturales afecta tanto a las comunidades como a las poblaciones de los organismos vivos. A nivel de comunidad, se ve afectada la estructura y composición de la misma a través de cambios en la disponibilidad de recursos (Culot *et al.* 2013), en las condiciones ambientales (Osberg *et al.* 1994, Oliveira-Filho y Fontes 2000, Broennimann *et al.* 2012) y en las interacciones interespecíficas (Sexton *et al.* 2017). A nivel de población, se ve afectada la abundancia de la misma (Halffter y Arellano 2002, Andrade-Núñez y Aide 2010). Si bien se producen cambios a nivel de comunidades y poblaciones, la magnitud de esos cambios depende de las características del nuevo ambiente. Estudios previos han mostrado que ambientes modificados por la acción del hombre pero que conservan, en parte, las condiciones bióticas y abióticas del ambiente natural (nicho ecológico) son más utilizados por las especies nativas (Pineda *et al.* 2005, Quintero y Roslin 2005, Nichols *et al.* 2007, Hernández y Vaz-de-Mello 2009, Filloy *et al.* 2010, Zurita y Bellocq 2012, Hernández *et al.* 2014, Filgueiras *et al.* 2015, Da Silva y Hernández 2016, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017).

Efecto del disturbio antrópico sobre la diversidad funcional, funciones y servicios ecosistémicos

Actualmente existe una gran preocupación a escala global por las consecuencias de la pérdida de diversidad sobre las funciones ecosistémicas y servicios ecosistémicos; y por lo tanto, sobre el funcionamiento de los ecosistemas (tanto naturales como antrópicos de uso productivo) (Chapin *et al.* 2000, Millennium Ecosystem Assessment 2005, Díaz *et al.* 2007a). Las funciones ecosistémicas pueden definirse como los procesos (biológicos, geoquímicos y físicos) a través de los cuales un



ecosistema natural se regenera y sostiene en el tiempo (De Groot *et al.* 2002). En algunos casos, algunas funciones redundan en un beneficio directo para las poblaciones humanas o a veces una misma función puede contribuir a la provisión de más de un beneficio para las poblaciones humanas (Díaz *et al.* 2006, Díaz *et al.* 2007a). Esos beneficios que las personas y la sociedad obtienen de los ecosistemas son los denominados servicios ecosistémicos (De Groot *et al.* 2002, Wallace 2007). En consecuencia, las funciones y servicios ecosistémicos constituyen un elemento central en la sustentabilidad de la producción de bienes y servicios para el hombre. Ejemplos de funciones ecosistémicas son la polinización y el ciclado de nutrientes. Los servicios ecosistémicos, en cambio, son los beneficios que el humano obtiene de las funciones ecosistémicas, por ejemplo la producción de miel (servicio ecosistémico) a través de la polinización (función ecosistémica). El rango de funciones ecosistémicas provistas por una comunidad depende de la diversidad de rasgos funcionales y la diversidad de especies (riqueza de especies) que los expresan (Díaz y Cabido 2001, Prinzing *et al.* 2008). Un rasgo funcional es una característica fenotípicamente observable que se encuentra asociada con el efecto sobre uno o más procesos ecológicos y/o a respuestas sobre uno o más factores ambientales (Lavorel y Garnier 2002, Cornelissen *et al.* 2003).

El reemplazo del ambiente natural provoca cambios directos en los rasgos funcionales que definen a la **diversidad funcional**; es decir, provoca cambios en la diversidad funcional de las comunidades. La diversidad funcional queda definida, para esta tesis, como “el valor, rango, distribución y abundancia relativa de los rasgos funcionales de los organismos que forman parte de un ecosistema” (Díaz *et al.* 2007a). Los cambios en la diversidad funcional alteran directamente las funciones ecosistémicas y éstas a su vez influyen sobre los servicios ecosistémicos, entonces finalmente la diversidad funcional afecta indirectamente a los servicios ecosistémicos. A su vez, los cambios en la diversidad funcional pueden estar correlacionados con cambios en la riqueza de especie; en general se observa un patrón acoplado de cambio entre estos atributos de las comunidades (diversidad taxonómica y funcional) (Mayfield *et al.* 2010). En resumen, los servicios ecosistémicos se ven afectados indirectamente por el disturbio antrópico; ya sea a través del efecto que el disturbio provoca sobre los rasgos funcionales de los organismos o a través del impacto que provoca sobre la riqueza de especies (Naeem y Wright 2003, Díaz *et al.* 2007a, b, Mayfield *et al.* 2010). En la **FIGURA 1** se explica en forma esquemática lo descrito en este párrafo, con ejemplos de funciones y servicios ecosistémicos.

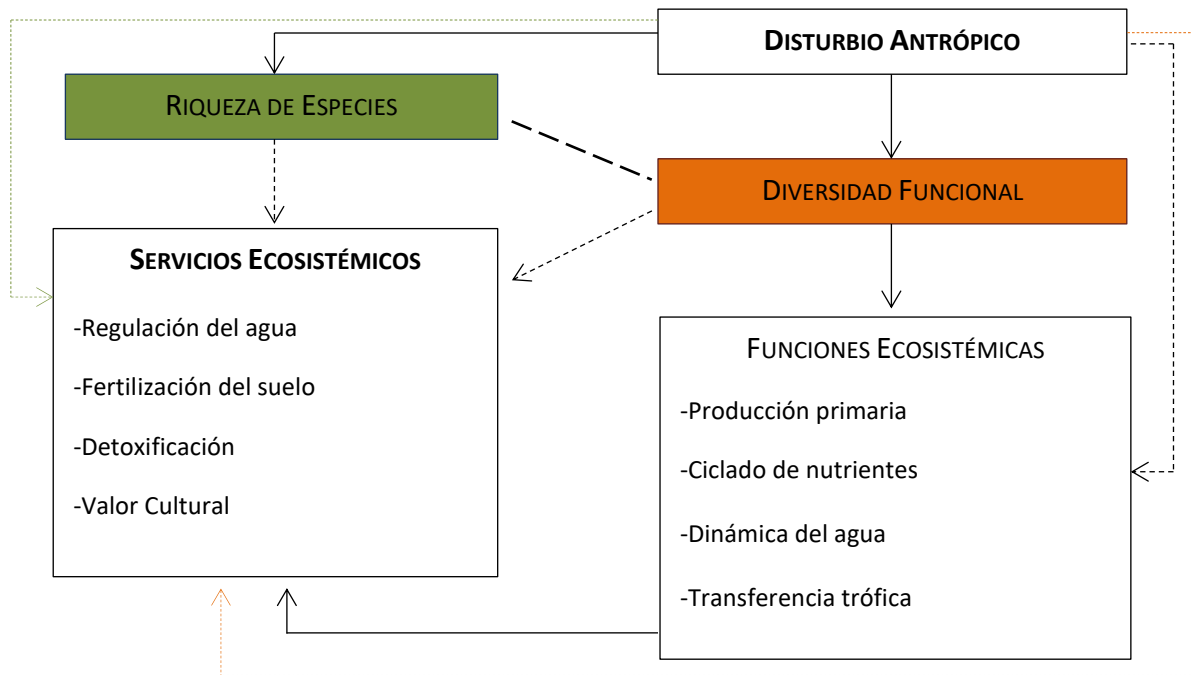


FIGURA 1. Gráfico de efecto del disturbio antrópico sobre la diversidad funcional, funciones ecosistémicas, servicios ecosistémicos y riqueza de especies. Las flechas continuas representan efectos directos y las flechas punteadas efectos indirectos. La línea punteada en verde representa el efecto indirecto del disturbio sobre los servicios ecosistémicos a través de la riqueza de especies y la naranja a través de la diversidad funcional. Finalmente la línea de puntos que une la riqueza de especies con diversidad funcional representa la posible correlación entre ambas. Modificado de Díaz et al. 2007a y Mayfield et al. 2010.

El paradigma vigente hasta hace algunos años sostenía que la riqueza de especies y la diversidad funcional eran dependientes una de la otra (Srivastava y Vellend 2005); así por ejemplo en el caso que la riqueza de especies se viera reducida ante el disturbio del ambiente, entonces se esperaba una reducción en la diversidad de rasgos funcionales de la misma magnitud (Lawton et al. 1998, Tilman 1999, Naeem 2002, Naeem y Wright 2003, Bowker et al. 2008, Christie y Hochuli 2008, Milder et al. 2008). Esto motivó el uso de patrones de riqueza de especies como sustituto de funciones ecosistémicas (dependientes de la diversidad funcional), principalmente cuando se trataba de decisiones asociadas a la conservación (Srivastava y Vellend 2005, Bowker et al. 2008, Smyth et al. 2009). Sin embargo, estudios recientes han mostrado que esta relación no siempre es directa y que las respuestas pueden ser muy distintas de acuerdo a cada caso en particular (Mayfield et al. 2010). Así por ejemplo, puede ocurrir que ante el disturbio ambiental la riqueza de



especies se mantenga constante y que la diversidad de rasgos funcionales aumente. Este patrón es esperado cuando nuevas especies con nuevos rasgos funcionales reemplazan a las especies funcionalmente redundantes dentro de la comunidad. La redundancia funcional hace referencia a la adición o presencia de especies dentro de una comunidad que poseen los mismos rasgos funcionales o son del mismo tipo funcional que las especies que ya se encontraban en la comunidad (Mayfield *et al.* 2010). Otro ejemplo es cuando la riqueza de especies se mantiene constante y la diversidad de rasgos funcionales disminuye. En estos casos puede ocurrir que luego del disturbio del ambiente se produzca una pérdida de especies con características funcionales únicas y haya un ingreso de especies similares funcionalmente a las que permanecieron (McIntyre y Lavorel 1994, Mayfield *et al.* 2010). Por otro lado, Mayfield *et al.* (2010) proponen que el disturbio del ambiente (cambios en el uso de la tierra) tiene un efecto directo sobre la diversidad funcional al influir sobre los mecanismos de ensamblaje de las comunidades (filtros ambientales, interacciones interespecíficas), y que los cambios que estos procesos provocan sobre la misma pueden estar correlacionados (o no) con cambios en la riqueza de especies. Por ejemplo cambios en el uso de suelo pueden hacer que las nuevas condiciones de los filtros ambientales afecten de manera diferencial a un conjunto de rasgos funcionales sobre otros (por ejemplo, la deforestación puede cambiar filtros que favorecen a las especies que requieren mucha luz, Suding y Goldberg 2001); de este modo la diversidad funcional podría aumentar o reducirse y esperar el patrón contrario para la riqueza de especies (Mayfield *et al.* 2010). Todo esto sugiere que los cambios en riqueza de especies y diversidad funcional no siempre están correlacionados y que el disturbio sobre el ambiente natural puede afectarlas de manera independiente (Mayfield *et al.* 2010).

Hasta el momento se ha publicado una gran cantidad de estudios evaluando la relación entre disturbio antrópico y diversidad funcional de distintos grupos taxonómicos, ya sea a través de grupos funcionales o de índices funcionales (Chapin *et al.* 1993, Sowig 1995, Díaz *et al.* 1999, Díaz y Cabido 2001, Lavorel y Garnier 2002, Cornelissen *et al.* 2003, Larsen *et al.* 2007, Slade *et al.* 2007, Wertz *et al.* 2007, Flynn *et al.* 2009, Biswas y Mallik 2010, Shahabuddin *et al.* 2010, Villéger *et al.* 2010, Gerisch *et al.* 2012, Carreño-Rocabado *et al.* 2012, Nichols *et al.* 2013, Liu *et al.* 2014, Batilani-Filho y Hernández 2017, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017). Los grupos funcionales se definen como grupos de organismos que comparten respuestas ante factores ambientales o efectos similares sobre el funcionamiento de los ecosistemas (Lavorel *et al.* 1997, Díaz y Cabido 2001), mientras que



los índices funcionales son métodos multivariados que resumen la variabilidad funcional (información de múltiples rasgos) en un solo valor (Petchey y Gaston 2006, Schleuter *et al.* 2010). En el grupo de los insectos, en particular, se han publicado varios trabajos donde se compara la diversidad funcional tanto a nivel de grupos funcionales como de índices funcionales (Sowig 1995, Poff *et al.* 2006, Larsen *et al.* 2007, Shahabuddin *et al.* 2010, Vandewalle *et al.* 2010, Gerisch *et al.* 2012, Nichols *et al.* 2013, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017); pero en la mayoría de los casos los estudios se han concentrado en rasgos morfológicos y/o etológicos para estimar la diversidad funcional, dejando de lado muchos otros rasgos que son de suma importancia para caracterizar a la diversidad funcional, como son los rasgos fisiológicos. Además, si bien los cambios en diversidad funcional son importantes, no está claro qué mecanismos son los responsables de esos cambios y de la respuesta de las especies frente al disturbio antrópico (Naeem y Wright 2003). Un mayor entendimiento de los mecanismos subyacentes permitirá establecer recomendaciones de manejo más adecuadas para conservar la diversidad de especies. Es por ello que entre los objetivos de esta tesis de doctorado no sólo se plantea estudiar los cambios en diversidad funcional (abarcando rasgos tanto morfológicos, como etológicos y fisiológicos), sino también poner a prueba cómo la variación de algunos de los rasgos funcionales (tipo de recurso utilizado, endotermia, termorregulación y límites térmicos) podría explicar la respuesta de las especies frente al disturbio antrópico.

Coleópteros copro-necrófagos como modelo para estudios de diversidad funcional: análisis de los mecanismos de respuesta frente al disturbio antrópico en el Bosque Atlántico del Alto Paraná

El Bosque Atlántico del Alto Paraná (BAAP) es considerado como uno de los bosques más amenazados y con mayor diversidad biológica del mundo (Myers 2000, Di Bitetti *et al.* 2003, Ribeiro *et al.* 2009). Actualmente ha perdido más del 92% de su superficie original debido, principalmente, al reemplazo del bosque nativo por diferentes usos de la tierra (Holz y Placci 2003, De Angelo 2009). Este reemplazo del ambiente natural ha conllevado a cambios en diversidad de especies de varios grupos taxonómicos; entre ellos mamíferos (Iezzi *et al.* 2018, Cruz *et al.* 2018), aves (Zurita y



Belloq 2012, Zurita *et al.* 2012), arañas (Munévar *et al.* 2018), anuros (Gangenova *et al.* 2018) y coleópteros copro-necrófagos (Gómez-Cifuentes *et al.* 2017). En particular, la pérdida de diversidad de coleópteros copro-necrófagos afecta en gran medida al funcionamiento del ecosistema porque éstos presentan importantes funciones ecológicas (Hanski y Cambefort 1991, Andresen y Feer 2005, Nichols *et al.* 2008, Verdú *et al.* 2018); entre las que se destaca el enterramiento de materia orgánica (Gittings *et al.* 1994, Davis *et al.* 1996), dispersión secundaria de semillas, ciclaje de nutrientes, aumento de la aireación del suelo, control de plagas y reducción de gases de efecto invernadero (Andresen 2003, Gardner *et al.* 2008, Slade *et al.* 2016). Con respecto a ésta última función ecosistémica, al tiempo que disminuyen la emisión de gas de efecto invernadero ayudan a la captura de carbono mediante la eliminación del estiércol depositado en el suelo, aumentando el crecimiento del pasto y la fertilización (Slade *et al.* 2016, Verdú *et al.* 2018). Debido a que los coleópteros copro-necrófagos presentan estas importantes funciones ecológicas, son sensibles al disturbio antrópico (Verdú *et al.* 2007a, Gardner *et al.* 2008, Tonelli *et al.* 2017) y que el BAAP es uno de los ecosistemas más amenazado a nivel mundial (Myers 2000), se considera que el estudio de los cambios en diversidad funcional de estos coleópteros y los mecanismos de respuesta asociados a estos cambios en el BAAP son útiles para generar recomendaciones de manejo que permitan conservar su estructura y por lo tanto su diversidad.

I.2 OBJETIVOS

- **OBJETIVO GENERAL:** Estudiar los cambios en la diversidad funcional de los ensambles de coleópteros copro-necrófagos que ocurren como consecuencia del reemplazo del ambiente natural por distintos usos de la tierra en el Bosque Atlántico del Alto Paraná y los mecanismos asociados.
- **OBJETIVOS PARTICULARES:**
 - A) Cuantificar y comparar los rasgos funcionales en ensambles de coleópteros copro-necrófagos que hacen uso del ambiente natural y ambientes productivos.



- B) Estimar la variación de algunos de los rasgos funcionales medidos (ecológicos y fisiológicos) en coleópteros copro-necrófagos y evaluar si pueden explicar la respuesta frente al disturbio antrópico en este taxón.
- C) Generar recomendaciones de manejo para mejorar la sustentabilidad ambiental de los ambientes productivos, teniendo en cuenta los requerimientos ecológicos y fisiológicos de las especies.

I.3 ESTRUCTURA DE LA TESIS

Esta tesis se estructura en seis capítulos que desarrollan el marco teórico general y metodológico, tres capítulos de resultados y uno de consideraciones generales.

- **I CAPÍTULO.** En este primer capítulo se desarrolla el marco teórico general que sienta las bases de esta tesis y del cual se desprenden los objetivos. Este marco teórico general se sustenta en la teoría de nicho ecológico, en la teoría de disturbio y en su efecto sobre los cambios en diversidad. Se desarrolla el concepto de diversidad funcional, su relación con la diversidad taxonómica (riqueza) y con el funcionamiento de los ecosistemas. Finalmente, se describe la importancia del uso de coleópteros copro-necrófagos en el Bosque Atlántico del Alto Paraná como modelos en estudios de diversidad funcional.
- **II CAPÍTULO.** En este capítulo se desarrolla la metodología general utilizada en esta tesis, la cual incluye: área de estudio, grupo de estudio, los métodos de captura del grupo de estudio e identificación taxonómica.
- **III CAPÍTULO.** En este capítulo se estudia un potencial mecanismo ecológico de respuesta al disturbio: la variación en el tipo de recurso trófico utilizado, como componente del nicho trófico de las especies de coleópteros copro-necrófagos. Debido a que los recursos alimenticios que utiliza este taxón son efímeros, están heterogéneamente distribuidos y que su diversidad disminuye en ambientes extremadamente disturbados, se propone como principal mecanismo ecológico asociado al uso de ambientes modificados la variación en el tipo de recurso trófico utilizado y, asociado con esto, en el solapamiento de nicho trófico.



De esta propuesta se desprende la hipótesis que se pone a prueba en este capítulo la cual establece que, cambios en la riqueza de especies influyen en el solapamiento de nicho trófico al influir sobre los procesos de competencia interespecífica. Para poner a prueba esta hipótesis se compara la riqueza y el solapamiento de nicho trófico entre el bosque nativo y los diferentes usos de la tierra (que difieren en la riqueza de especies). Además, se explora la preferencia de recursos tróficos en cada ambiente y en cada especie para explicar el mecanismo propuesto.

- **IV CAPÍTULO.** En este capítulo se estudian mecanismos fisiológicos de respuesta al disturbio: la variación de la endotermia, termorregulación y límites térmicos. Dado que los coleópteros copro-necrófagos son sensibles a los cambios ambientales (sobre todo a los provocados por la pérdida de cobertura de dosel), se considera que la respuesta de los mismos, frente al disturbio del ambiente, podría estar asociada a las variables fisiológicas antes mencionadas. Estudios previos realizados en ambientes similares a los utilizados en esta tesis, mostraron que la temperatura ambiental entre ambientes cerrados (natural y disturbado) no varía ni durante el día ni durante la noche y que la temperatura ambiental entre los ambientes cerrados y ambientes abiertos difiere solamente durante el día. De acuerdo a estos datos previos se espera que las especies diurnas sean las más afectadas ante el disturbio del ambiente. A partir de este conocimiento, se plantea la hipótesis de este capítulo la cual establece que la endotermia, la termorregulación y los límites térmicos definen la capacidad de las especies de coleópteros copro-necrófagos para hacer uso de ambientes disturbados, sobre todo de aquellos que no mantienen las condiciones climáticas (ambientes abiertos) con respecto al ambiente natural (ambiente cerrado). Para poner a prueba esta hipótesis se compara la endotermia, termorregulación en vuelo y límites térmicos superiores entre especies diurnas y especies crepusculares/nocturnas de ambos tipos de ambientes. También, a modo exploratorio, se comparan todas las variables fisiológicas para el caso de especies activas todo el día.
- **V CAPÍTULO.** En este capítulo se estudian los cambios en la diversidad funcional ante el disturbio del ambiente natural mediante una matriz de rasgos funcionales que incluye rasgos morfológicos, etológicos y fisiológicos. Cada uno de los rasgos utilizados se encuentra asociado a funciones que los coleópteros copro-necrófagos tienen en el ecosistema. La



hipótesis general que se pone a prueba es que el disturbio del ambiente genera cambios en la diversidad funcional de las especies de coleópteros copro-necrófagos dado que afecta directamente el valor, rango, distribución y abundancia relativa de los rasgos funcionales de los organismos. Para poner a prueba esta hipótesis se compara la diversidad funcional entre el bosque nativo y diferentes usos de la tierra.

- **VI CAPÍTULO.** En este último capítulo se presentan las consideraciones generales del trabajo, haciendo hincapié sobre todo en los resultados novedosos obtenidos y se presentan además las recomendaciones de manejo para mejorar la sustentabilidad ambiental de los ambientes productivos. En este capítulo también se propone una serie de ideas para futuros trabajos que surgieron durante el desarrollo de esta tesis.

The background of the slide is a photograph of a beetle, possibly a scarab, on a textured, brownish soil surface. The beetle is positioned in the upper left quadrant, facing right. The entire image is overlaid with a semi-transparent orange filter. The text "II METODOLOGÍA GENERAL" is centered in the middle of the slide in a bold, black, sans-serif font.

II METODOLOGÍA GENERAL



II.1 ÁREA DE ESTUDIO

El **Bosque Atlántico del Alto Paraná (BAAP)** (**FIGURA 2**) es una de las 15 ecorregiones terrestres que conforman el complejo eco-regional “Bosque Atlántico” (Di Bitetti *et al.* 2003) y es considerado como uno de los bosques más amenazados y con mayor diversidad biológica del mundo (Myers 2000, Di Bitetti *et al.* 2003, Ribeiro *et al.* 2009). El BAAP se extendía originariamente desde el oeste de la Serra do Mar en Brasil, hasta el este de Paraguay y la provincia de Misiones en Argentina, ocupando alrededor de 150 millones de hectáreas (**FIGURA 2A**, Ribeiro *et al.* 2009). Actualmente ha perdido más del 92% de su superficie original debido, principalmente, al reemplazo del bosque nativo por diferentes usos de la tierra (**FIGURA 2B**, Di Bitetti *et al.* 2003, Holz y Placci 2003, De Angelo 2009). El proceso de pérdida y fragmentación del BAAP se produjo de modo diferente en los tres países. En Brasil la transformación ocurrió desde los inicios del siglo XX y hasta la década del '80 impulsada por el desarrollo urbano, industrial y la agricultura a gran escala. En este país, el bosque sufrió las mayores tasas de deforestación, quedando actualmente menos del 3% de la superficie original (Di Bitetti *et al.* 2003, Holz y Placci 2003, De Angelo 2009). En Paraguay el proceso comenzó a tomar importancia durante la segunda mitad del siglo XX, quedando actualmente un 15% de su extensión original (Di Bitetti *et al.* 2003, Holz y Placci 2003, Huang *et al.* 2007, De Angelo 2009). En Argentina este proceso se incrementó hacia fines de la década del '80, aunque la tasa de deforestación fue mucho menor que en los países vecinos, persistiendo actualmente algo más del 50% de su bosque original (Di Bitetti *et al.* 2003, Holz y Placci 2003, De Angelo 2009). De esta manera, Argentina presenta el remanente de BAAP menos fragmentado de toda la región.

¹Las ecorregiones se definen en base a la similitud de especies, tanto vegetales como animales, que componen las comunidades. Integra los conceptos tradicionales de regiones fitogeográficas y zoogeográficas.

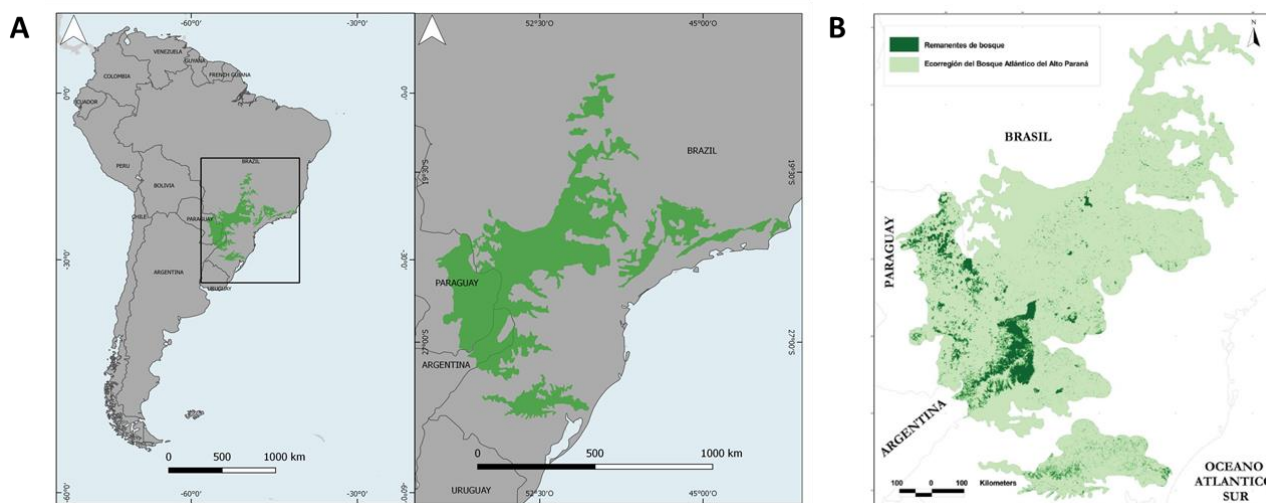


Figura 2. A) Distribución original y B) Remanente de bosque (actualizado al 2003) del Bosque Atlántico del Alto Paraná. En la figura B, extraída de Di Bitetti et al. 2003, en verde oscuro se muestra el remanente de bosque nativo.

El BAAP presenta un clima subtropical húmedo. Posee estacionalidad térmica, con una media anual que oscila entre los 16 y 22 °C. Las precipitaciones se distribuyen de manera homogénea a lo largo del año, sin una estación seca marcada, variando entre los 1200 y 2000 mm anuales. En los meses de junio a agosto pueden registrarse heladas, especialmente en las zonas más elevadas (Di Bitetti *et al.* 2003). Topográficamente, el BAAP se distribuye desde el nivel de mar hasta los 800 msnm de altura (Oliveira-Filho y Fontes 2000). Los suelos se caracterizan por los altos contenidos de arcilla, óxido de hierro y aluminio. Estos compuestos, sumado a los procesos de transformación del material balsámico bajo condiciones de clima cálido y húmedo, le dan lugar al color rojizo del suelo característico de algunos sectores de ésta eco-región (Burkart *et al.* 1999).

El BAAP se destaca por su alto porcentaje de especies endémicas (aproximadamente el 40%), lo cual lo convierte actualmente en uno de los ecosistemas más importantes para la conservación (Myers *et al.* 2000, Galindo-Leal y Gusmão Câmara 2003). La vegetación está compuesta por un bosque subtropical semi-deciduo con ambientes de bosques altos mixtos, bosques abiertos con sotobosque dominado por bambúes, herbáceas y helechos; y, en menor proporción, bañados de valles aluviales de arroyos internos (Di Bitetti *et al.* 2003, Srur *et al.* 2009). Se han identificado 250 especies de árboles, 85 variedades de orquídeas, y algunas especies de helechos arborescentes



como *Alsophila procera*, *Alsophila trovirens* y *Diksonia sellowiana*. El estrato herbáceo se caracteriza por la presencia de gramíneas, helechos y begonias, entre otras (Cabrera 1971, Burkart *et al.* 1999). Con respecto a su diversidad animal, esta región se destaca por su elevada diversidad de especies de artrópodos: más de 400 especies de mariposas (Lepidoptera) (Nuñez-Bustos *et al.* 2011), más de 100 especies de coleópteros copro-necrófagos (Coleoptera) (Audino *et al.* 2014, Da Silva y Hernández 2016, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017) y alrededor de 800 especies de arañas (Araneae) (Castanheira *et al.* 2016, Rubio 2016). Con respecto a otros grandes grupos, se han citado cerca de 347 especies de peces, 50 especies de anuros, 114 de reptiles, 546 especies de aves y 124 especies de mamíferos (Burkart *et al.* 1999, Galindo-Leal y Gusmão Câmara 2003, López *et al.* 2003, Giraudo y Povedano 2004, Szumik *et al.* 2012).

Este trabajo fue llevado a cabo dentro del BAAP, en el noreste de la provincia de Misiones, Argentina, también conocida como Selva Paranaense (Burkart *et al.* 1999) (**FIGURA 3**). Esta área se caracteriza por tener un promedio de precipitaciones anuales de 2000 mm y una temperatura promedio en verano de 25 °C y en invierno de 15 °C (Oliveira-Filho y Fontes 2000). A escala de paisaje, abarca zonas de bosque nativo continuo en áreas protegidas (Parque Nacional Iguazú, Parque Provincial Urugua-í, Parque Provincial Península, Reserva privada de Fundación Vida Silvestre, entre otras), grandes extensiones de monocultivos de árboles exóticos (principalmente *Pinus taeda*) para la producción de celulosa y madera, y pequeñas propiedades dedicadas a la agricultura de subsistencia tales como plantaciones de maíz, de tabaco, de yerba mate y potreros para ganadería (Izquierdo *et al.* 2008, Zurita y Bellocq 2012).

Dentro de esta área se trabajó en cinco ambientes, el bosque nativo y cuatro usos de la tierra: plantación madura de pinos, parqueizado, silvopastoril y potrero para ganadería (ver descripción detallada en el siguiente párrafo). Estos usos de la tierra se seleccionaron a partir de trabajos previos en el área de estudio de esta tesis (Gómez-Cifuentes *et al.* 2015) y otras regiones (Nichols *et al.* 2007, Barragán *et al.* 2011) que muestran que estos ambientes forman un gradiente de disturbio en las condiciones ambientales en relación al bosque nativo, desde los que presentan un disturbio intermedio dado que conservan la cobertura de dosel (plantación madura de pinos, parqueizado, silvopastoril) y por lo tanto las condiciones ambientales del bosque nativo (como temperatura y humedad), hasta los de disturbio máximo que no conservan la cobertura de dosel y donde las



condiciones ambientales son diferentes (ej. mayor temperatura y menor humedad ambiental) (potrero para ganadería). Para incrementar la representatividad regional, los sitios de muestreo se distribuyeron en cuatro localidades: Puerto Iguazú (-25.676392°, -54.447230°), Esperanza Centro (-26.008364°, -54.507618°), Gobernador Lanusse (-25.994042°, -54.305636°) y Comandante Andresito (-25.700376°, -54.040677°); todas ubicadas al noreste de la provincia de Misiones y separadas entre ellas por más de 30 km, para reducir la correlación espacial entre los sitios de muestreos de cada ambiente. A continuación se presenta la descripción general de cada uno de los cinco ambientes y finalmente se expone una tabla resumen que muestra las condiciones micro-climáticas de cada uno de ellos durante el periodo de uno de los muestreos de esta tesis realizado en noviembre de 2014 (TABLA 1), periodo que representa uno de los meses de mayor actividad para los coleópteros copro-necrófagos del Bosque Atlántico (Hernández y Vaz-de-Mello 2009, Da Silva *et al.* 2013).

- **BOSQUE NATIVO (FIGURA 3A):** Ambiente formado por varios estratos de vegetación (tres a seis): 1) árboles emergentes (> 30 m, principalmente de las familias Rutaceae, Lauraceae y Meliaceae); 2) estrato arbóreo alto (entre los 30 y 25 m); 3) estrato arbóreo medio (25 a 20 m); 4) estrato arbóreo bajo (compuesto principalmente por helechos arborescentes y árboles de frutas carnosas), 5) estrato arbustivo y 6) estrato herbáceo (entre los que se encuentran varias especies de helecho) (Cabrera 1971, Campanello *et al.* 2009). El suelo se caracteriza por ser arenoso y con elevada cantidad de carbono orgánico (Gómez-Cifuentes *et al.* 2018).
- **PLANTACIÓN MADURA DE PINOS (FIGURA 3B):** Dedicadas principalmente a la producción de madera y pulpa de celulosa. Se caracterizan por una densa cobertura arbórea compuesta por pinos (*Pinus taeda*) de 7-9 m, con una densidad de 1200 plantas/ha y baja cobertura de sotobosque (Peyras *et al.* 2012, Zaninovich *et al.* 2016).
- **PARQUIZADO (FIGURA 3C):** Dedicado a la ganadería. Remanente de bosque nativo abierto compuesto por árboles nativos, lianas; y un sotobosque de arbustos, hierbas y bambúes. El suelo se caracteriza por presentar elevados valores de arcilla (Gómez-Cifuentes *et al.* 2018).
- **SILVOPASTORIL (FIGURA 3D):** Dedicados a la ganadería y a la producción de madera. Se caracteriza por presentar cobertura arbórea de pino (*Pinus spp*) de 9-10 m, con una densidad baja de 400 plantas/ha. El sotobosque está compuesto principalmente por gramíneas palatables para el



ganado y arbustos. El suelo se caracteriza por presentar elevados valores de arcilla (Gómez-Cifuentes *et al.* 2018).

- **POTRERO PARA GANADERÍA (FIGURA 3E):** Dedicado a la ganadería. Áreas abiertas con gramíneas exóticas implantadas para el consumo del ganado y algunos árboles muy dispersos (Gómez-Cifuentes *et al.* 2017). El suelo se caracteriza por presentar elevados valores de arcilla (Gómez-Cifuentes *et al.* 2018).

TABLA 1. Descripción de las condiciones climáticas del bosque nativo y cuatro usos de la tierra en el Bosque Atlántico del Alto Paraná. En la tabla se describe la temperatura mínima ($T^{\circ}\text{min}$), máxima ($T^{\circ}\text{max}$), promedio ($T^{\circ}\text{promedio}$) y la humedad promedio ($H^{\circ}\text{promedio}$) durante el día y la noche. Los datos presentados corresponden al mes de noviembre de 2014.

AMBIENTE	DÍA				NOCHE			
	$T^{\circ}\text{MIN}$ (°C)	$T^{\circ}\text{MAX}$ (°C)	$T^{\circ}\text{PROMEDIO}$ (°C)	$H^{\circ}\text{PROMEDIO}$ (%)	$T^{\circ}\text{MIN}$ (°C)	$T^{\circ}\text{MAX}$ (°C)	$T^{\circ}\text{PROMEDIO}$ (°C)	$H^{\circ}\text{PROMEDIO}$ (%)
BOSQUE NATIVO	17	24.7	22.6	88.6	15.5	20.8	17.4	98
PARQUIZADO	17.5	27.6	24.1	79	15.4	21.6	17.6	96.5
PLANTACIÓN DE PINOS	17.4	26	22.9	79.7	16.4	20.8	18.1	93
SILVOPASTORIL	17.9	30.6	25	69.8	15.9	21.8	17.9	92.6
POTRERO PARA GANADERÍA	21	35	30.3	61.1	13.6	19.9	16	96.6

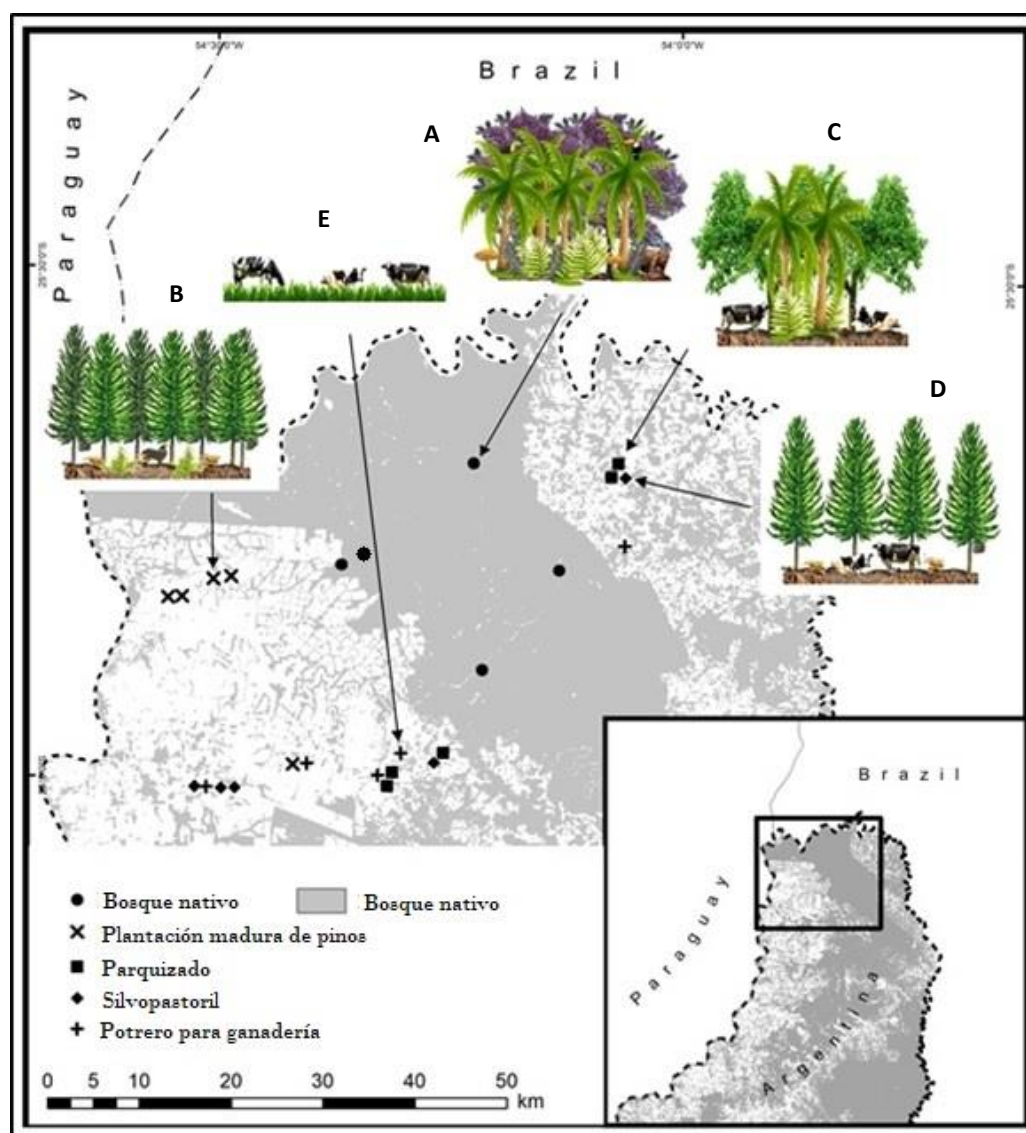


FIGURA 3. Bosque Atlántico del Alto Paraná, Argentina, con los diferentes usos de la tierra: A) Bosque Nativo, B) Plantación madura de pinos, C) Parquizado, D) Silvopastoril y E) Potrero para ganadería. Modificada de Giménez Gómez et al. 2018b.

II.2 GRUPO DE ESTUDIO

Familia Scarabaeidae: Subfamilia Scarabaieneae



La familia Scarabaeidae Latreille constituye un linaje ampliamente distribuido y de gran diversidad taxonómica. Representa uno de los grupos de coleópteros más conocidos y estudiados debido a su importancia ecológica y económica; así como también por su gran variedad de historias de vida y adaptaciones morfológicas (ej. tamaño y forma del cuerpo), ecológicas (ej. tipo de recurso utilizado) y comportamentales (ej. patrón de nidificación) (Morón *et al.* 1997, Jameson y Ratcliffe 2002). Estos coleópteros son fáciles de reconocer por características diagnósticas tales como sus antenas lameladas (FIGURA 4). Esta familia está compuesta por tres subfamilias: Geotrupinae Latreille, Aphodiinae Leach y Scarabaeinae (Halffter y Edmonds 1982), siendo esta última la más diversificada y la de interés para este trabajo.

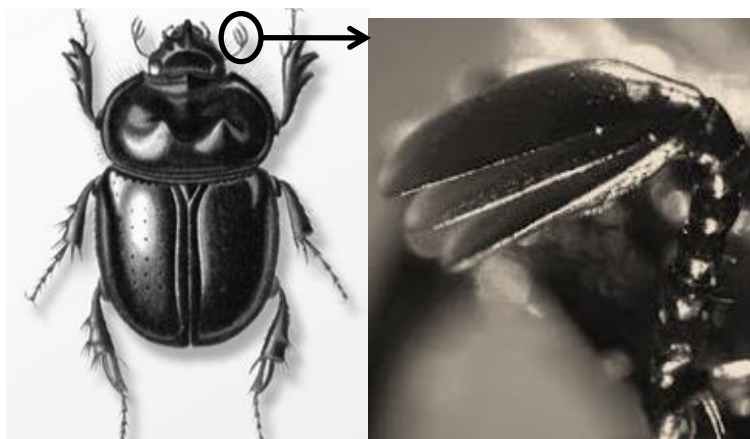


FIGURA 4. Antenas lameladas características del grupo de coleópteros de la familia Scarabaeidae. Estas antenas lameladas quedan representadas por tres lamelas juntas y dispuestas una sobre la otra, por ello se las conoce como “antenas trilameladas”.

La subfamilia **Scarabaeinae**, también conocidos como “**coleópteros copro-necrófagos**” (denominación utilizada en esta tesis), reúne cerca de 5000 especies incluidas en 200 géneros (Halffter y Edmonds 1982). Los coleópteros copro-necrófagos se han diversificado principalmente en regiones tropicales, un poco menos en regiones templadas y casi nada en regiones frías (Halffter y Edmonds 1982, Ratcliffe *et al.* 2002, Morón 2003). A nivel regional, su distribución (tanto espacial como temporal) depende de factores climáticos, principalmente de la temperatura y las precipitaciones. En cuanto a sus requerimientos tróficos, se alimentan generalmente de excrementos de mamíferos (coprófagos), aunque también existen otros gremios bien



representados: especies necrófagas y otras que consumen detritos vegetales y hongos (saprófagas) (Halffter y Halffter 2009, Ratcliffe 2013). Estos recursos alimenticios son utilizados por los adultos tanto para alimentarse como para nidificar y alimentar a sus crías; mientras el adulto se alimenta del material líquido, la larva lo hace del fibroso (Halffter y Edmonds 1982, Halffter y Halffter 2009).

En relación al cuidado parental, la hembra por lo general pone pocos huevos (comparado a otros grupos de coleópteros e insectos) y gracias al comportamiento subsocial que los identifica, la mortalidad de la progenie es baja conllevando a la formación de poblaciones pequeñas pero estables de estos coleópteros (Halffter y Edmonds 1982). De acuerdo a la complejidad de nidificación y cría de las larvas, se los clasifica como: paracópridos o también conocidos como “cavadores” que nidifican por debajo de la fuente de recurso y a mayores profundidades, telecópridos o también conocidos como “rodadores” que nidifican a cierta distancia del recurso y lo hacen superficialmente, y finalmente endocópridos o también conocidos como “moradores” que nidifican directamente en el recurso (FIGURA 5, Bornemissza 1976, Halffter y Edmonds 1982, Hanski y Cambefort 1991, Holter *et al.* 2002). Esta diferenciación, en la forma de nidificación, se supone estuvo motivada por la competencia interespecífica y les permite dividirse en el mismo espacio aprovechando mejor el recurso.

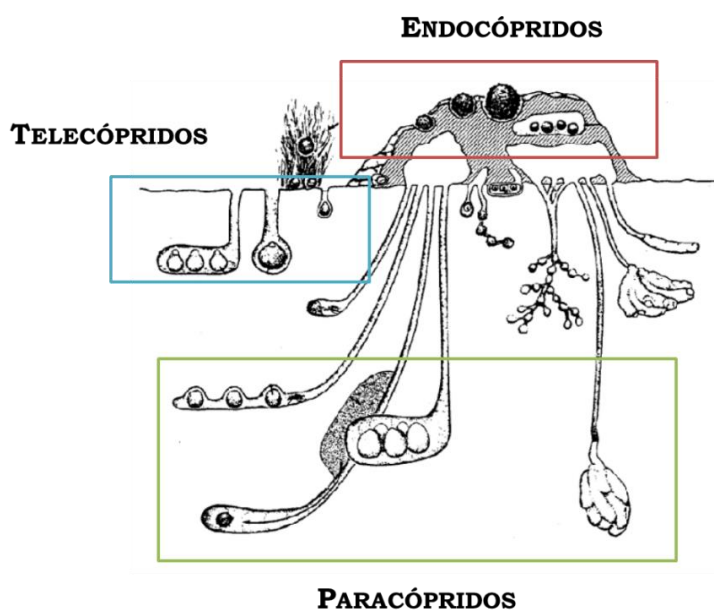


FIGURA 5. Grupos de coleópteros copro-necrófagos clasificados de acuerdo a su estrategia de nidificación, modificado de Doube 1990.



Importancia

Los coleópteros copro-necrófagos constituyen un taxón focal para explorar la influencia del disturbio antrópico en poblaciones, comunidades y procesos ecosistémicos (Spector y Forsyth, 1998). Esto se debe a que: 1) presentan una alta riqueza de especies y abundancia (Ocampo y Hawks 2006, Spector 2006); 2) son sensibles al disturbio antrópico (Verdú *et al.* 2007b, Gardner *et al.* 2008, Tonelli *et al.* 2017) ya sea por los cambios en la diversidad de recursos tróficos que éste provoca (Culot *et al.* 2013) o por los cambios en las condiciones climáticas (Osberg *et al.* 1994, Oliveira-Filho y Fontes 2000, Broennimann *et al.* 2012); 3) su taxonomía es relativamente estable y conocida (Philips *et al.* 2004) y 4) son importantes en el funcionamiento de los ecosistemas (Hanski y Cambefort 1991, Andresen y Feer 2005, Nichols *et al.* 2008, Verdú *et al.* 2018).

II.3 METODOLOGÍA DE CAPTURA DEL GRUPO DE ESTUDIO

Debido a que los coleópteros copro-necrófagos son excelentes voladores y que a través del olfato van en busca de sus recursos alimenticios, pueden ser eficientemente muestreados mediante trampas de captura (o también conocidas como “trampas pitfalls”) cebadas (Larsen y Forsyth 2005). Este método de captura es un método rápido y económico para obtener datos de diversidad (riqueza y abundancia) de especies (Spector y Forsyth 1998). Existen dos tipos de trampas de caída: las trampas de caída para captura muerta y las utilizadas para captura viva; en esta tesis se utilizaron ambas. Otro método eficiente de captura de este grupo de coleópteros, y utilizado en esta tesis, es la captura directa mediante “corralitos”. Estos tres métodos de captura se explican a continuación. En todos los casos, la captura de los ejemplares fue realizada con los permisos pertinentes del Ministerio de ecología de Misiones y Administración de Parques Nacionales.



Trampas de caída para captura muerta

Las trampas de caída para captura muerta son generalmente utilizadas para los muestreos de diversidad (riqueza y abundancia) de coleópteros copro-necrófagos, ya que permiten coleccionar gran cantidad de individuos que luego son trasladados al laboratorio e identificados. Estas trampas consisten en un vaso plástico, de 12 cm de diámetro y profundidad, el cual es enterrado al ras del suelo. Éste es relleno hasta la mitad con líquido conservante (propilenglicol 30%) que no interfiere en la atracción y se utiliza para evitar la descomposición de los individuos que caigan (Nichols *et al.* 2007). Sobre la boca del vaso se coloca un alambre que lo cruza sosteniendo un recipiente donde se coloca el cebo para atraer a los coleópteros copro-necrófagos. Por encima de esto, se coloca una jaula de alambre con un plato plástico arriba; la jaula se utiliza para evitar que otros animales se roben el cebo y el plato de plástico para evitar que la trampa se inunde en caso de lluvia (FIGURA 6).

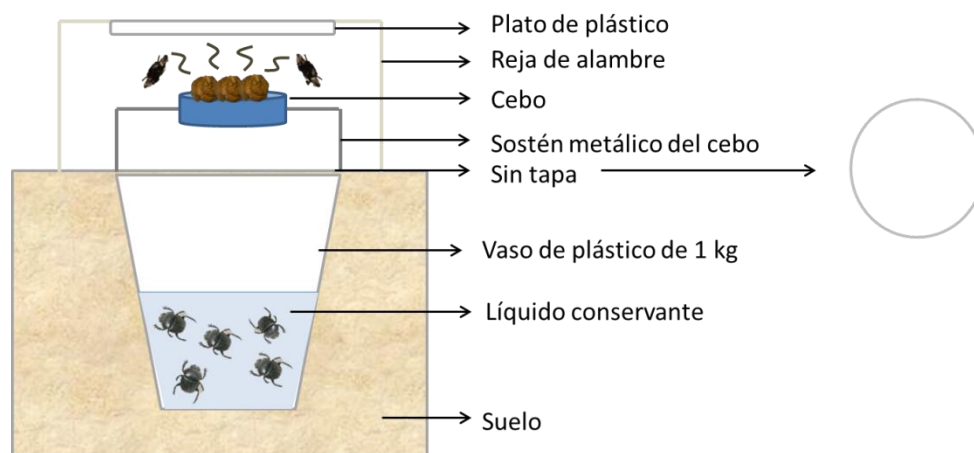


FIGURA 6. Modelo de trampa pitfall para captura muerta de coleópteros copro-necrófagos.

Trampas de caída para captura viva

Las trampas de caída de captura viva son generalmente utilizadas para muestreos de actividad diaria o para coleccionar individuos para experimentos que requieran individuos vivos. Estas trampas son similares a las de captura muerta, con la diferencia que en este caso dentro del recipiente se



coloca hojarasca para reducir el estrés de los individuos que caen. Sobre la hojarasca se coloca un recipiente de plástico más pequeño donde se coloca el cebo para atraer a los coleópteros. Al recipiente que está enterrado al ras del suelo se le coloca una tapa plástica, a ésta se le realiza un triángulo de 3-4 cm de lado y cuya punta va dirigida hacia el borde. La base de dicho triángulo queda en el centro de la tapa y es empujado hacia el interior del recipiente, dejando de este modo un espacio moderado para que los individuos que se vean atraídos entren a la trampa y que luego se les dificulte salir. Al igual que para las trampas de captura muerta, se coloca una jaula metálica con un plato de plástico para evitar que el cebo sea robado y que en caso de lluvia la trampa no se inunde (FIGURA 7).

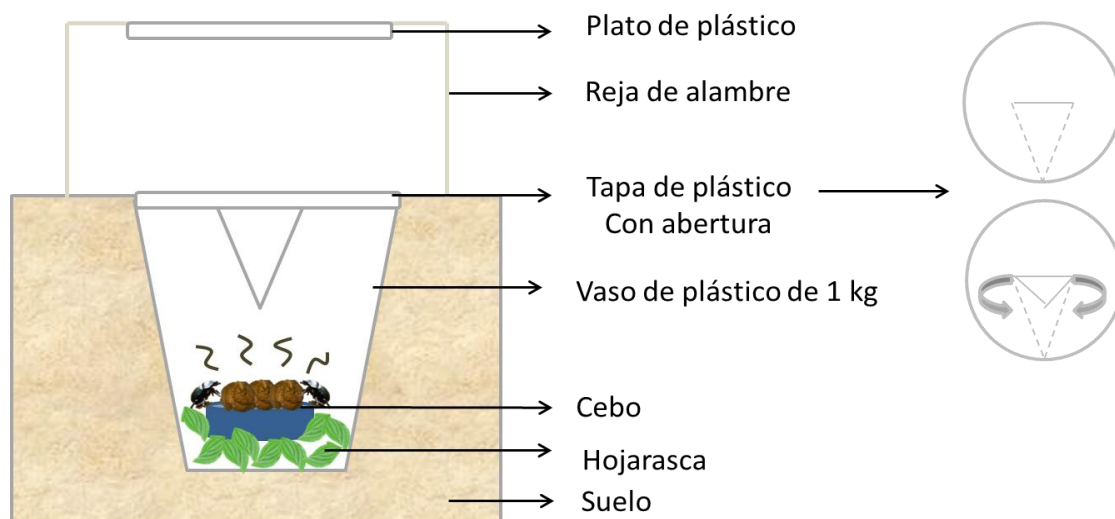


FIGURA 7. Modelo de trampa pitfall para captura viva de coleópteros copro-necrófagos.

Captura manual: Corralitos

El método de captura manual es muy utilizado para la colecta de insectos que serán utilizados en experimentos, como por ejemplo: de ecofisiología, de ecología química, de comportamiento en laboratorio, etc. En esta tesis se utilizó una metodología para la captura manual, no publicada hasta el momento, muy eficiente para la captura de coleópteros copro-necrófagos. Consiste en corralitos en forma circular formados en el suelo, en cuyo centro se coloca el cebo. Las especies telecópridas que llegan (sobre todo las diurnas), al armar la bola de alimento e intentar rodarla hacia los lados



quedan atrapadas en la zanja que rodea el centro del corralito (FIGURA 8A), las especies paracópidas hacen sus túneles debajo del recurso (sobre todo las nocturnas) (FIGURA 8B) y las especies endocópidas se quedan sobre el recurso (FIGURA 8C). En el caso de las especies telecópidas y algunas especies endocópidas (diurnas), una vez que llegaban eran colectadas manualmente; en el caso de las paracópidas y otras endocópidas (nocturnas) los corralitos quedaron funcionando durante la noche y a la mañana siguiente se hizo la colecta.

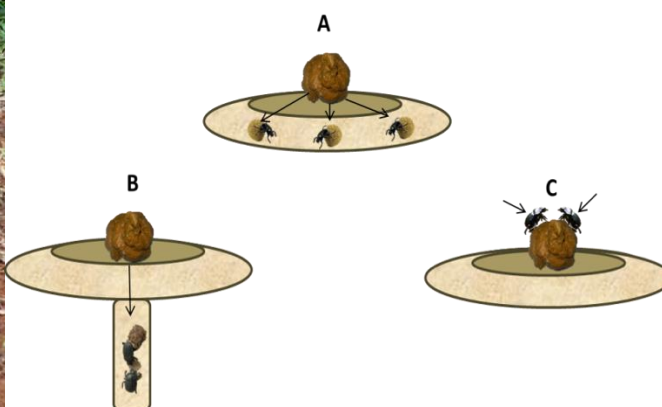


FIGURA 8. Modelo de trampa para captura manual de coleópteros copro-necrófagos, “corralitos”. Las especies telecópidas (A) que llegan hacer la bola de alimento y al querer rodarla hacia los lados quedan atrapadas en la zanja que rodea el centro del corralito, las especies paracópidas (B) hacen sus túneles debajo del recurso y las especies endocópidas (C) se quedan sobre el recurso.

II.4 IDENTIFICACIÓN TAXONÓMICA

La identificación taxonómica, a nivel de género y especie, de cada uno de los ejemplares colectados fue realizada a través de claves taxonómicas (Balthasar 1939, Génier 1998, Génier 2009, Edmonds 2010, Vaz-de-Mello *et al.* 2011) y con la ayuda de especialistas en taxonomía del grupo de estudio: Dr. Fernando Z. Vaz-de-Mello y Dr. José R. Verdú. En todos los casos, los ejemplares fueron depositados en la colección IBSI-Sca del Instituto de Biología Subtropical-UNaM-CONICET.

A background image of a dung beetle on a textured, light-colored surface. The beetle is dark brown and is positioned in the upper half of the frame, facing right. The surface it is on appears to be soil or organic matter with small clumps and fibers.

III MECANISMOS ECOLÓGICOS DE RESPUESTA AL DISTURBIO ANTRÓPICO

Publicado como: Giménez Gómez V.C,
Verdú J.R, Gómez-Cifuentes A,
Vaz-de-Mello F.Z y Zurita G.A. 2018.
Influence of land use on the trophic
niche overlap of dung beetles in the
semideciduous Atlantic forest of
Argentina. Insect conservation and
diversity, doi:10.1111/icad.12299.



III.1 INTRODUCCIÓN

La degradación y reemplazo de los ecosistemas naturales afecta tanto las condiciones ambientales (ej. microclima) (Osberg *et al.* 1994, Oliveira-Filho y Fontes 2000, Broennimann *et al.* 2012) como la diversidad y disponibilidad de recursos para las especies, tanto a escala espacial como temporal (Culot *et al.* 2013). En estudios previos, realizados con coleópteros copro-necrófagos, se ha observado que en ecosistemas de bosques hay mayor heterogeneidad de recursos que en ambientes disturbados (Culot *et al.* 2013, Puker *et al.* 2014), como por ejemplo el potrero para ganadería, donde las heces de ganado son el recurso dominante (Hanski y Camberfort 1991c, Louzada y Carvalho e Silva 2009, Bourg *et al.* 2016). La magnitud de los cambios bióticos y abióticos, causados por el reemplazo de ambientes naturales, afecta los patrones naturales de abundancia y diversidad de especies (Halffter y Arellano 2002, Andrade-Núñez y Aide 2010, Tonelli *et al.* 2017). En general, los usos de la tierra que conservan la estructura y composición de la vegetación y las condiciones ambientales son más adecuados para las especies nativas ya que conservan, en mayor medida, los recursos y condiciones necesarios para su desarrollo (Zurita y Bellocq 2012, Audino *et al.* 2014, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017).

Debido a la intensa competencia entre especies que existe en ecosistemas muy diversos, tales como los de bosques tropicales y subtropicales, los diferentes ejes del nicho ecológico se ven involucrados (en mayor o menor medida) en la coexistencia de las especies (Hutchinson 1957). En particular, en los ensambles de coleópteros copro-necrófagos se ha visto que exhiben mayor diferenciación en algunos ejes de su nicho ecológico debido a la elevada competencia interespecífica que se produce (Peck y Forsyth 1982, Hanski y Camberfort 1991c, Verdú *et al.* 2004), incluyendo: preferencias tróficas (Hanski y Camberfort 1991c, Lumaret y Iborra 1996, Da Silva *et al.* 2012), tamaño del recurso, tiempo de colonización, estrategia de nidificación (paracóprido, telecóprido o endocóprido) (Hanski y Camberfort 1991c, Chao *et al.* 2013), actividad diaria y estacional (Hernández 2002, Krell-Westerwalbesloh *et al.* 2004), endotermia, termorregulación y tolerancia térmica (Verdú *et al.* 2006, Verdú *et al.* 2007a, Giménez Gómez *et al.* 2017).

Respecto al nicho trófico, los coleópteros copro-necrófagos presentan diferentes patrones de acuerdo a sus preferencias, desde especies que utilizan recursos específicos ("especies



especialistas” o con un nicho trófico acotado) (Halffter y Matthews 1966, Hanski y Camberfort 1991c, Bogoni y Hernández 2014) hasta especies que explotan una gran variedad de recursos (“especies generalistas” o con gran amplitud de nicho trófico) (Hanski y Camberfort 1991c, Da Silva *et al.* 2012). Los recursos utilizados por los coleópteros copro-necrófagos incluyen estiércol de mamíferos (Ratcliffe 2013), carroña de vertebrados e invertebrados (Silveira *et al.* 2006, Larsen *et al.* 2009, Ratcliffe 2013), y otros productos en descomposición tales como hongos, frutos y huevos (Halffter y Matthews 1966, Navarrete y Galindo-Miranda 1997, Da Silva y Bogoni 2014). En general, todos los recursos explotados por estos coleópteros son efímeros y están heterogéneamente distribuidos (Inward *et al.* 2011), lo cual promueve la competencia y la diferenciación ecológica entre especies (Hanski y Camberfort 1991c). Sumado a esto, se ha observado que en ambientes altamente disturbados la diversidad y estabilidad de recursos se reducen, por un lado por el efecto que provoca el disturbio sobre grandes mamíferos y por otro lado por los cambios en condiciones ambientales (Nichols *et al.* 2009). En el primer caso, el disturbio provoca una reducción en la diversidad de grandes mamíferos y por lo tanto en la diversidad y abundancia de recursos mayormente utilizados por los coleópteros copro-necrófagos (Nichols *et al.* 2009) y en el segundo caso el disturbio extremo (por ejemplo, pérdida de cobertura de dosel) provoca que la radiación solar aumente y la humedad se reduzca en el nuevo ambiente provocando que la fuente de recurso se seque y no pueda ser utilizada eficientemente por estos coleópteros (Hanski y Camberfort 1991). Por lo dicho anteriormente, se podría esperar que en ambientes con disturbio extremo haya una disminución en la diversidad y/o estabilidad de los recursos tróficos que conlleven, a su vez, a cambios en la diversidad de especies de coleópteros copro-necrófagos (tanto en riqueza como en composición) y, consecuentemente, en el solapamiento de nicho trófico.

En el Bosque Atlántico del Alto Paraná se ha observado que el reemplazo del bosque nativo por diferentes usos de la tierra, sobre todo aquellos que pierden la cobertura de dosel, afecta negativamente la riqueza y abundancia de coleópteros copro-necrófagos (Peyras *et al.* 2012, Hernández *et al.* 2014, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017). Sin embargo, aún no se tiene conocimiento sobre los mecanismos de respuesta que las especies utilizan para hacer frente al disturbio del ambiente, ni tampoco sobre cómo las especies interactúan en estos ambientes. Es por ello que los objetivos de este capítulo son: 1) evaluar si la variación en el tipo de recurso utilizado (como componente del nicho trófico) puede ser considerado como mecanismo ecológico de respuesta al



disturbio del ambiente y explicar los cambios en diversidad encontrados, 2) evaluar cómo el solapamiento de nicho trófico de coleópteros copro-necrófagos difiere entre ambientes con diferente grado de disturbio (bosque nativo y diferentes usos de la tierra) y 3) explorar la relación entre el solapamiento de nicho trófico y la riqueza de especies. Bajo la hipótesis de que el solapamiento de nicho trófico de coleópteros copro-necrófagos depende de la riqueza de especies (dada la influencia de la riqueza de especies sobre los procesos de competencia interespecífica), se espera que aquellos usos de la tierra con mayor riqueza de especies presenten mayor solapamiento de nicho trófico a nivel de ensamble. Sumado a esto, para estudiar más en profundidad las posibles interacciones entre las especies de coleópteros copro-necrófagos (como por ejemplo, la competencia) y el nicho trófico de cada especie, en este capítulo se analiza la preferencia de recursos utilizando análisis multivariados.

III.2 METODOLOGÍA

Diseño de muestreo de nicho trófico

El muestreo fue realizado durante noviembre de 2014, época del año de mayor actividad de los coleópteros copro-necrófagos en la región (Hernández y Vaz-de-Mello 2009, Da Silva *et al.* 2013). De acuerdo a la metodología general, en el área de estudio se seleccionaron cinco réplicas de bosque nativo (Parque Nacional Iguazú, Reserva San Jorge y Parque Provincial Urugua-í) y cinco réplicas de cada uno de los usos de la tierra: A) Plantación madura de pinos (10-12 años) (*Pinus taeda*); B) Remanente de bosque nativo con ganado (parquizado); C) Plantación madura de pinos (*Pinus taeda*) con ganado (silvopastoril) y D) áreas deforestadas con ganado (potrero para ganadería). Una descripción detallada de cada uno de estos ambientes se encuentra en el Capítulo II. La selección de los diferentes usos de la tierra se hizo tomando como base estudios que han mostrado que aquellos usos de la tierra que conservan la cobertura de dosel (plantación madura de pinos, parquizado y silvopastoril) presentan mayor riqueza y similitud en composición de especies de coleópteros copro-necrófagos con respecto al bosque nativo que ambientes que no la conservan



(como el potrero para ganadería) (Nichols *et al.* 2007, Peyras *et al.* 2012, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017).

En cada una de las réplicas (25 réplicas en total, cinco de bosque nativo y cinco de cada uso de la tierra) se estableció una grilla de 150 m x 150 m. En cada grilla, se colocaron 16 trampas de caída para captura muerta separadas por 50 m para minimizar la interferencia entre ellas (16 trampas x 25 sitios = 400 trampas) (Larsen y Forsyth 2005, Tshikae *et al.* 2013). Las 16 trampas por réplica fueron cebadas al azar con siete cebos, que se conocía a priori que los coleópteros copro-necrófagos utilizan en el ambiente natural, y dos trampas no fueron cebadas como control. De las 16 trampas, se cebaron dos con cada uno de los siguientes recursos potenciales: 1) estiércol de felino (*Leopardus pardalis*), 2) estiércol de corzuela (*Mazama nana*), 3) estiércol de tapir (*Tapirus terrestris*), 4) estiércol de mono (*Alouatta caraya* y *Sapajus cay*), 5) frutos en descomposición (*Syagrus romanzoffiana* y *Chrysophyllum gonocarpum*), 6) carroña de vertebrados (pollo en descomposición) y 7) hongos en descomposición (Ascomycetes y Basidiomycetes) (FIGURA 9). Los cebos de carroña fueron extraídos del freezer 12 horas antes de ser colocados en la trampa y el proceso de descomposición final ocurrió en el campo durante las 72 horas de cada periodo de muestreo. El estiércol de felino, de corzuela y de mono fue obtenido en un refugio de animales salvajes (“Guira Oga”); mientras que el estiércol de tapir, los frutos y hongos fueron colectados en campo en los sitios de estudio. En total se realizaron cuatro periodos de muestreo, cada uno de 72 h (12 días en total). En cada período se colectó el material y se renovó el cebo de cada trampa. En estudios previos con coleópteros copro-necrófagos se han utilizado períodos de 48 h por cada periodo de muestreo (Da Silva y Bogoni 2014, Da Silva y Hernández 2015), sin embargo para el muestreo de este capítulo se utilizaron periodos de 72 h debido a la distancia entre sitios y al elevado número de trampas colocadas (400 trampas). Todas las muestras fueron preservadas en alcohol 70 % hasta su posterior procesamiento.



FIGURA 9. Diseño de muestreo para muestreo de nicho trófico. El diseño consistió en una grilla de 150 m x 150 m en la cual se colocaron 16 trampas pitfall separadas entre sí por 50 m. Las trampas fueron cebadas con siete tipos de recursos que los coleópteros copro-necrófagos consumen en su ambiente natural (bosque nativo) y están representadas en esta figura por el color de los círculos: Círculo azul = carroña, rojo = estiércol de felino, verde = estiércol de tapir, violeta = estiércol de corzuela, naranja = hongos en descomposición, celeste = frutos en descomposición, negro = estiércol de mono y los círculos vacíos representan el control, es decir trampas que no fueron cebadas. Si bien en la gráfica se los presenta en cierto orden, en cada una de las réplicas la distribución de las trampas con diferentes cebos fue al azar.

Análisis de datos

Para estimar la eficiencia y completitud del muestreo, se utilizó un estimador de cobertura de muestreo calculado a partir del software libre *i-NEXT* (Chao *et al.* 2016). A nivel de comunidad, se comparó la riqueza entre ambientes (cinco réplicas por cada uso de la tierra y cinco réplicas de bosque nativo) con una prueba no paramétrica Kruskal Wallis utilizando el software libre INFOSTAT (Di Rienzo *et al.* 2016), acompañada de análisis a posteriori, Conover Iman a través del paquete 'conover.prueba' en R (Dinno 2017, R Core Team 2017).

Para reducir los efectos de las capturas incidentales, solo se consideraron en los análisis de solapamiento de nicho las especies con una abundancia mayor - igual al 0.5% del total capturado por ambiente. El solapamiento de nicho trófico se estimó utilizando el índice de Czekanowski para cada par de especies dentro de los ensambles (Feinsinger *et al.* 1981) usando el software *EcoSim* 7.0 (Gotelli y Entsminger 2001):



$$O_{12} = O_{21} = 1.0 - 0.5 \sum_{i=1}^n |p_{1i} - p_{2i}|$$

donde O_{12} es el solapamiento de la especie uno con la especie dos (y viceversa), y p_{1i} es la proporción de observaciones para la especie uno que se produjeron en el estado de recurso i (cebo) en cada réplica. Este índice toma valor de cero para especies que no comparten recursos (no hay solapamiento) y uno para pares de especies que hacen uso de los mismos recursos en la misma proporción (si hay solapamiento). El solapamiento de nicho trófico se calculó entre todos los pares de especies para cada réplica de cada ambiente. Luego, para caracterizar el solapamiento de nicho trófico promedio del ensamble completo de cada réplica, se calculó la media de solapamiento de nicho sobre todos los pares y se comparó entre ambientes con una prueba no paramétrica de Kruskal- Wallis utilizando el software libre INFOSTAT (Di Rienzo *et al.* 2016), acompañada de análisis a posteriori, Conover Iman a través del paquete 'conover.prueba' en R (Dinno 2017, R Core Team 2017). Para obtener la relación entre riqueza de especies (efecto fijo) y el solapamiento de nicho trófico (variable dependiente) se utilizó un Modelo Lineal General y Mixto con el "ambiente" (diferentes usos de la tierra y bosque nativo) y la "réplica" como efectos aleatorios y anidados sobre el "ambiente". Estos análisis se realizaron utilizando el paquete de R 'nlme' (Pinheiro *et al.* 2018, R Core Team 2017). La normalidad de los datos fue controlada utilizando la prueba de Shapiro Wilks. Adicionalmente, se realizó un análisis de regresión lineal utilizando el solapamiento promedio del ensamble por réplica, como variable dependiente, y la riqueza por réplica como variable independiente para poder visualizar gráficamente la relación entre las variables. Tanto el análisis como el gráfico de regresión fueron realizados con el software SigmaPlot – Versión 11.0.

Finalmente, para explorar las preferencias tróficas de las especies en cada uno de los ambientes estudiados (bosque nativo y usos de la tierra) se realizaron análisis factoriales multivariados de correspondencia (FCAs) por ambiente, utilizando la frecuencia relativa de captura de cada especie para cada cebo (preferencias tróficas) (PAST 2.16, Hammer *et al.* 2001). Adicionalmente, se realizó un análisis de conglomerado por cada ambiente utilizando los valores de solapamiento de nicho trófico por cada par de especies (PRIMER 6, Clarke y Gorley 2006) (el solapamiento de nicho trófico por cada par de especies fue calculado a partir del índice de Czekanowski explicado anteriormente).



III.3 RESULTADOS

Eficiencia del muestreo y riqueza de especies

Se colectó un total de 7.393 individuos correspondientes a 44 especies, 26 de las cuáles fueron capturadas en el bosque nativo, 24 en la plantación madura de pinos, 18 en el parqueizado, 17 en el silvopastoril y 12 en el potrero para ganadería (TABLA MST III-1). La completitud del muestreo fue mayor al 98% para todos los ambientes estudiados (TABLA MST III-2).

Al comparar la riqueza de especies, se encontraron diferencias significativas entre ambientes ($H = 16.84$, $n = 5$, $p = 0.0019$). El bosque nativo, la plantación madura de pinos y el parqueizado mostraron similar y a su vez mayor riqueza entre sí que el potrero para ganadería, mientras el silvopastoril presentó un valor intermedio de riqueza (FIGURA 10).

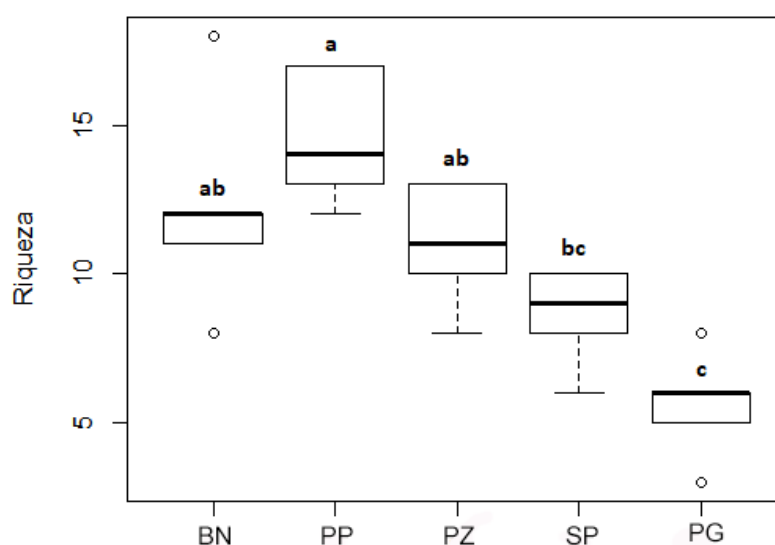


FIGURA 10. Riqueza de especies de coleópteros copro-necrófagos (cuartiles, mediana y valores atípicos) en el bosque nativo (BN) y cuatro usos de la tierra (PP: plantación madura de pinos, PZ: parqueizado, SP: silvopastoril y PG: potrero para ganadería) en el Bosque Atlántico del Alto Paraná. Medianas con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$).



Análisis de solapamiento de nicho trófico a nivel de ensamble

Luego de excluir las especies que presentaron una frecuencia relativa menor al 0.5% por ambiente, se incluyeron 18 especies en los análisis de solapamiento de nicho trófico (TABLA MST III-1). Similar a lo encontrado para la riqueza de especies, el solapamiento de nicho trófico resultó diferente entre ambientes ($H = 17.82$, $n = 5$, $p < 0.0050$) (TABLA MST III-3, FIGURA 11). El parquizado y el silvopastoril mostraron similar y a su vez mayor solapamiento de nicho trófico entre sí que el potrero para ganadería, mientras que el bosque nativo y la plantación madura de pinos presentaron una situación intermedia. En el resultado del Modelo Lineal Mixto General (considerando ambiente y réplica anidada sobre el ambiente como efectos aleatorios) se observó que el solapamiento de nicho trófico aumenta con la riqueza de especies ($df = 19$, $F = 0.0088$, $p = 0.0499$). Finalmente los resultados de la regresión lineal apoyan el resultados obtenido para el Modelo Lineal General y Mixto ($R^2 = 0.7150$, $p = 0.0256$, FIGURA MSF III-1).

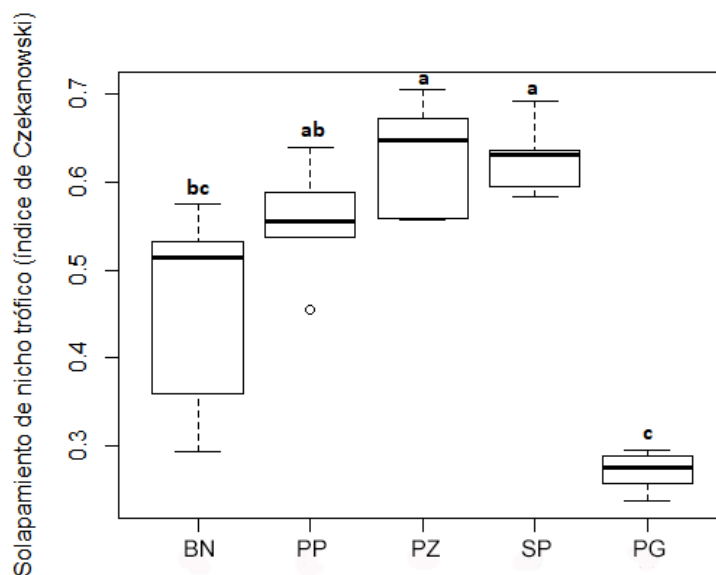


FIGURA 11. Solapamiento de nicho trófico (cuartiles, mediana y valores atípicos) en el bosque nativo (BN) y cuatro usos de la tierra (PP: plantación madura de pinos, PZ: parquizado, SP: silvopastoril y PG: potrero para ganadería) en el Bosque Atlántico del Alto Paraná. Medianas con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$).



Análisis de preferencia trófica y solapamiento de nicho trófico a nivel de especie

A modo exploratorio, se observaron asociaciones específicas entre las especies de coleópteros copro-necrófagos y los diferentes cebos en cada ambiente (FIGURA 4). En el bosque nativo, plantación madura de pino y silvopastoril las especies coprófagas (como *Canthon smaragdulus* Fabricius y *Eurysternus caribaeus* (Herbst)) se encuentran principalmente asociadas a estiércol de mono y en menor medida al estiércol de tapir y felino; mientras que en el parqueizado y potrero para ganadería el estiércol de tapir no aparece como un recurso preferido en ninguno de los casos para las especies coprófagas. En el caso particular de las especies necrófagas, *Deltochilum* aff. *komareki* Balthasar aparece fuertemente asociada a hongos en descomposición en todos los ambientes mientras que el resto de especies necrófagas presentan igual preferencia por hongos en descomposición y carroña. Finalmente, las frutas en descomposición fueron el recurso menos preferido.

Los resultados de los análisis de conglomerados, basados en el solapamiento de nicho trófico, refuerzan la asociación observada en los FCAs (FIGURA 12). En el bosque nativo se observaron niveles de solapamiento de nicho trófico muy altos (mayores o iguales al 80%) entre algunos pares de especies, por ejemplo entre 1) *Deltochilum morbillosum* Burmeister y *Canthon quinquemaculatus* Castelnau (asociadas a la carroña, estiércol de felino y hongos en descomposición), 2) *D.* aff. *komareki* y *Coprophanaeus saphirinus* (Sturm) (asociadas con carroña y hongos en descomposición) y 3) *Uroxys* sp.1 y *E. caribaeus* (asociadas con estiércol de tapir). En la plantación madura de pinos, se observaron valores elevados de solapamiento de nicho trófico (mayores o iguales al 80 %) entre 1) *Coprophanaeus cyanescens* (Ousoufief) y *C. quinquemaculatus* (asociadas con carroña y estiércol de corzuela), 2) *Dichotomius sericeus* (Harold), *Canthon conformis* (Harold) y *Uroxys thoracalis* Balthasar (asociadas con hongos en descomposición y estiércol de tapir) y 3) *D.* aff. *komareki* y *C. saphirinus* (asociadas con hongos en descomposición). En el parqueizado, se observaron tres casos en los que el solapamiento de nicho trófico fue alto (> 80%): 1) *Eurysternus parallelus* Castelnau y *E. caribaeus* (asociadas con estiércol de mono), 2) *C. saphirinus* y *C. cyanescens* (asociadas con hongos en descomposición) y 3) *Canthon histrio* (Lepelletier y Serville) y *C. conformis* (no tuvieron una asociación clara con algún cebo específico en este ambiente). En el silvopastoril, solamente *C. saphirinus*, *C. quinquemaculatus* y *C. conformis*



(asociadas con carroña y estiércol de corzuela) presentaron un solapamiento de nicho trófico alto (> 80%). Finalmente, en el potrero para ganadería *C. cyanescens*, *C. quinquemaculatus* y *Eutrichillum hirsutum* (Boucomont) (asociadas a la carroña) mostraron alto solapamiento de nicho trófico (> 80%).

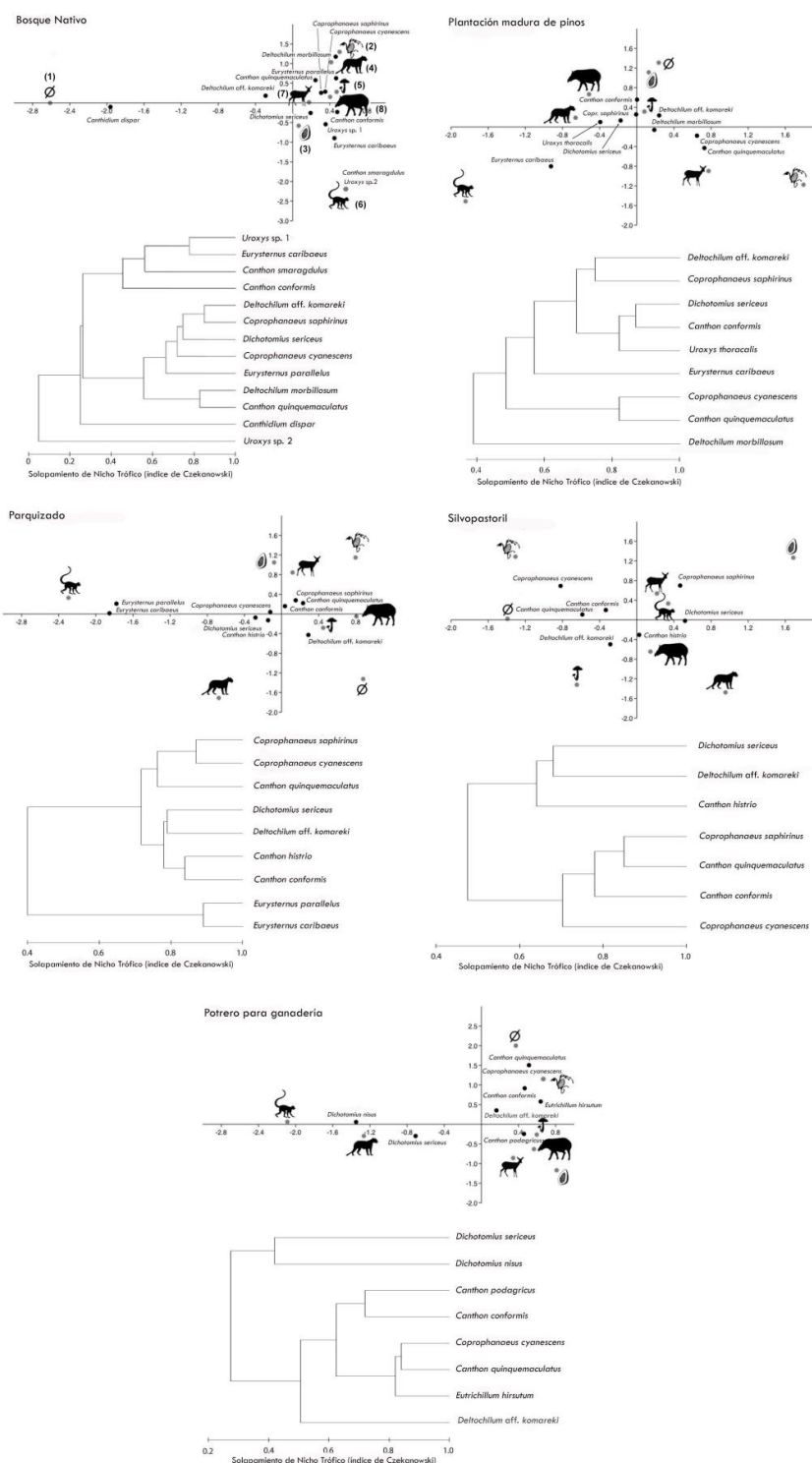


FIGURA 12. Análisis factorial de correspondencia basado en la preferencias trófica de los coleópteros copro-necrófagos y análisis de clúster basado en el solapamiento de nicho trófico en el bosque nativo y cuatro usos de la tierra en el Bosque Atlántico del Alto Paraná. Los números en la primer figura corresponden a los cebos utilizados: (1) control, (2) carroña, (3) frutos en descomposición, (4) estiércol de felino, (5) hongos en descomposición, (6) estiércol de mono, (7) estiércol de corzuela y (8) estiércol de tapir.



III.4 DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

Diversidad de especies, solapamiento de nicho trófico y uso del ambiente a nivel de ensamble

Bajo la hipótesis de que el solapamiento de nicho trófico aumenta con la riqueza de especies, debido a la competencia entre especies (Peck y Forsyth 1982, Hanski y Camberfort 1991a), se esperaba que aquellos usos de la tierra con mayor número de especies tuvieran mayor solapamiento de nicho trófico a nivel de ensamble. Los resultados obtenidos apoyan esta hipótesis: los ambientes con mayor número de especies (bosque nativo, plantación madura de pinos, parquizado y silvopastoril) presentaron mayor solapamiento de nicho trófico en relación al potrero para ganadería (ambiente con menor riqueza).

Un gran número de estudios han mostrado que el reemplazo, la fragmentación y la degradación de bosques tropicales y subtropicales debido al uso de la tierra (por ejemplo: ganadería, plantaciones de pino y agricultura) producen cambios en la riqueza y composición de especies de coleópteros copro-necrófagos (Scheffler 2005, Nichols *et al.* 2007, Audino *et al.* 2014, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017). Sin embargo, esos cambios dependen del grado de conservación de los recursos y de las condiciones ambientales con respecto al ambiente natural (Nichols *et al.* 2007, Hernández *et al.* 2014, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017). En los resultados de este capítulo se observa que aquellos usos de la tierra que preservan la cobertura de dosel, conservan no solamente la riqueza de especies sino también el solapamiento de nicho trófico; en contraste, el potrero para ganadería presentó una riqueza de especies y un solapamiento de nicho trófico menores. Esta es la primera vez que se asocia el disturbio antrópico con cambios en el solapamiento de nicho trófico en coleópteros copro-necrófagos. En estudios previos, este disturbio ha sido asociado a cambios en la actividad diaria (Daily y Ehrlinch 1996, Larsen 2011), tamaño corporal (Larsen *et al.* 2005, Gardner *et al.* 2008) y estrategias de nidificación (Nichols *et al.* 2013) de este grupo de coleópteros; pero nunca a cambios en la preferencia trófica o al solapamiento de nicho trófico. Sí algunos estudios han estudiado la preferencia de recursos tróficos de especies de coleópteros copro-necrófagos en



un mismo ambiente (Bustos-Gómez y Lopera Toro 2003, Bogoni y Hernández 2014, Salomão *et al.* 2017), pero esta es la primera vez que se realiza comparando diferentes ambientes.

La degradación y el reemplazo de ambientes naturales impone nuevos desafíos para las especies nativas (Mouillot *et al.* 2013) a través de la modificación de la disponibilidad de recursos y de las condiciones ambientales (Osberg *et al.* 1994, Oliveira-Filho y Fontes 2000, Broennimann *et al.* 2012). En el caso particular de los coleópteros copro-necrófagos, estudios previos han mostrado que el bosque nativo tiene mayor heterogeneidad de recursos tróficos efímeros y que algunos usos de la tierra (ej. potrero para ganadería) tienen menor heterogeneidad de recursos pero mayor abundancia (Hanski y Camberfort 1991c, Louzada y Carvalho e Silva 2009, Bourg *et al.* 2016). Los resultados de este capítulo, y estudios previos, muestran una menor riqueza de especies en el potrero para ganadería en relación al bosque nativo, independiente del tipo de recursos utilizados (Audino *et al.* 2014, Menegaz *et al.* 2015, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017). Estos resultados sugieren que la diversidad y disponibilidad de recursos tróficos no constituyen un limitante primario al uso de los potreros por parte de las especies de coleópteros copro-necrófagos. Por otro lado, otros mecanismos (como por ejemplo restricciones fisiológicas), que se exploran en el siguiente capítulo de esta tesis, tendrían mayor influencia para entender el uso de ambientes disturbados en las especies de este taxón. Esta idea es apoyada por estudios previos que sugieren que los coleópteros copro-necrófagos de ambientes tropicales y subtropicales son sensibles a los cambios microclimáticos debido a sus restricciones fisiológicas (Sowig y Wassner 1994).

Preferencias tróficas y solapamiento de nicho trófico a nivel de especie

El estiércol de mono fue uno de los recursos más elegido en casi todos los ambientes (a excepción del potrero para ganadería) por parte de las especies que se alimentan de estiércol (“especies coprófagas”). Esta elección es consistente con estudios previos en los cuáles se ha observado que, en regiones Neotropicales, los coleópteros copro-necrófagos tienen mayor preferencia por el estiércol de omnívoros sobre el de carnívoro o herbívoro (Fincher *et al.* 1970, Filgueiras *et al.* 2009, Marsh *et al.* 2013). Esto podría estar relacionado a que el excremento de omnívoros es potencialmente de mejor calidad con respecto al del resto de los mamíferos



(Camberfort y Hanski 1991). Debido a que en los sistemas ganaderos estudiados (parquizado, silvopastoril y potrero para ganadería) el estiércol de vaca es el recurso principal, se esperaba que las especies coprófagas fueras atraídas por el estiércol de herbívoros (tapir o corzuela) en estos ambientes. Sin embargo, los resultados muestran que por ejemplo las especies coprófagas del género *Dichotomius* presentaron preferencia por el estiércol de mono en el parquizado y silvopastoril, y por el estiércol de felino en el potrero para ganadería; sugiriendo que podría existir un fuerte componente filogenético en la preferencia de recursos. Las especies que utilizan materia en descomposición como fuente de alimento (“especies necrófagas”) presentaron similar preferencia por la carroña y por los hongos en descomposición. Este resultado podría estar asociado con el hecho de que la carroña y los hongos en descomposición presentan componentes y organismos similares que participan en su descomposición y que son la principal fuente de recursos para los coleópteros copro-necrófagos (Anduaga y Halffter 1993, Bustos-Gómez y Lopera 2003, Schmitte *et al.* 2004). Finalmente, la baja preferencia por los frutos en descomposición no es sorprendente porque son pocas las especies de coleópteros copro-necrófagos en bosques Neotropicales que hacen uso de este recurso, comparado con la preferencia por el resto de recursos (Halffter y Halffter 2009, Da Silva *et al.* 2012, Salomão *et al.* 2017).

La diferenciación en otros ejes del nicho ecológico podría explicar la coexistencia de las especies con elevado valor de solapamiento de nicho trófico en el mismo ambiente y reducir la competencia interespecífica (Paine *et al.* 1981, Hanski y Camberfort 1991b, Hernández *et al.* 2009). A modo de ejemplo, *Deltochilum* aff. *komareki* y *Coprophanæus saphirinus* prefirieron carroña y hongos en descomposición, pero *D.* aff. *Komareki* es una especie nocturna y *C. saphirinus* es diurna. Un mecanismo similar podría explicar la coexistencia de *C. saphirinus* y *C. cyanescens* en el parquizado, ambas especies prefirieron carroña pero presentan diferente actividad diaria (*C. saphirinus* es diurna y *C. cyanescens* es nocturna). En estos ejemplos, la actividad diaria es el otro eje ecológico que estaría explicando que especies con la misma preferencia de recursos tróficos coexistan en el mismo ambiente. Sin embargo, en otros ejemplos, las especies solapan en más de dos ejes ecológicos y, a pesar de esto, aún coexisten. Por ejemplo, en el silvopastoril *Canthon conformis* y *Canthon quinquemaculatus* son especies diurnas, prefieren recursos en descomposición como fuente de alimento, son telecópidas y ambas especies pertenecen al mismo género. El silvopastoril es uno de los ambientes con menor riqueza de especies y por lo tanto se podría pensar que la



comunidad de coleópteros copro-necrófagos no está saturada y que los recursos tróficos que las especies prefieren son suficientes para permitir su coexistencia. Sumado a esto, al comparar el silvopastoril con el parqueizado por ejemplo (ambos ambientes con ganado), se ha observado que presentan similar disponibilidad y diversidad de recursos (de acuerdo a las observaciones a campo y datos sin publicar) pero el silvopastoril presenta una riqueza de especies menor que el parqueizado. También si comparamos el parqueizado con el potrero por ejemplo, ambos se ha visto que presentan una disponibilidad de recursos real similar (heces de vacas en mayor medida - datos sin publicar) pero el potrero presenta una riqueza mucho menor. Nuevamente, estos resultados estarían sugiriendo que la disponibilidad y/o diversidad de recursos no es el principal factor que limita a los coleópteros copro-necrófagos para hacer uso de ambientes con elevado nivel de disturbio.

Conclusión

El aumento en la aptitud de diferentes usos de la tierra para la biodiversidad nativa es de prioridad en el desarrollo de sistemas productivos con mayor sustentabilidad ambiental (Donald 2004, Cowie *et al.* 2011). Si bien la descripción de los cambios en diversidad y abundancia de especies asociados al reemplazo del ambiente natural es necesaria, un estudio más profundo sobre los mecanismos ecológicos y fisiológicos que expliquen la respuesta de las especies y comunidades al disturbio podría ayudar a mejorar la gestión de los diferentes usos de la tierra con fines de conservación. En el caso de mecanismos ecológicos, si el tipo de recurso trófico utilizado fuera un mecanismo subyacente determinante del uso de ambientes disturbados, en el experimento de nicho trófico se hubiera esperado similar riqueza en todos los ambientes (se ofrecieron los mismos recursos). Sin embargo, se mantuvieron las diferencias en riqueza observadas en estudios previos, donde el potrero presentó una riqueza menor. Estos resultados sugieren que la característica del nicho trófico puesta a prueba (tipo de recurso utilizado) no sería el principal mecanismo de respuesta asociado con el uso de los ambientes disturbados en el Bosque Atlántico del Alto Paraná.



III.5 MATERIAL SUPLEMENTARIO

Figuras

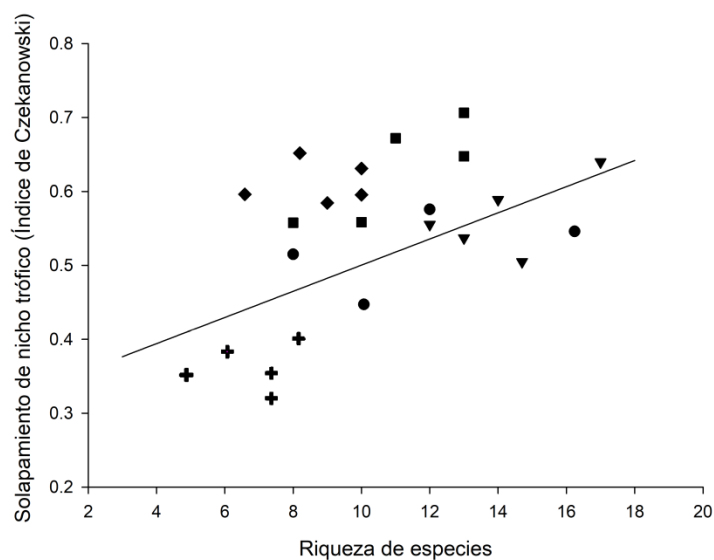


FIGURA MST III-1. Regresión lineal entre solapamiento de nicho trófico (variable dependiente) y la riqueza (variable independiente) en ensambles de coleópteros copro-necrófagos del Bosque Atlántico del Alto Paraná. Los símbolos representan las réplicas de cada uno de los ambientes: círculos - bosque nativo, triángulos invertidos - plantación madura de pinos, cuadrados - parqueizado, rombos - silvopastoral y cruces - potrero para ganadería.



Tablas

TABLA MST III-1. Número de individuos capturados en el bosque nativo (BN) y cuatro usos de la tierra seleccionados (PP: plantación madura de pinos, PZ: parqueizado, SP: silvopastoril y PG: potrero para ganadería) en el Bosque Atlántico del Alto Paraná. En negrita se resaltan las especies seleccionadas para los análisis de solapamiento de nicho trófico, con una abundancia igual o mayor que el 0.5 % del total capturado por ambiente y los ambientes donde fueron consideradas.

	BN	PP	PZ	SP	PG	TOTAL
<i>Anomiopus bonairens</i>	0	0	0	0	1	1
<i>Anomiopus wittmery</i>	0	0	1	0	1	2
<i>Ateuchus</i> sp.	0	3	1	0	0	4
<i>Canthidium</i> aff. <i>breve</i>	0	7	3	0	0	10
<i>Canthidium cavifrons</i>	1	4	0	0	0	5
<i>Canthidium dispar</i>	14	1	0	1	0	16
<i>Canthidium hyla</i>	1	0	0	0	0	1
<i>Canthidium moestum</i>	0	2	2	2	0	6
<i>Canthidium nobile</i>	0	0	0	2	0	2
<i>Canthidium</i> sp. 2	0	0	0	5	0	5
<i>Canthidium</i> sp. 3	2	0	3	0	0	5
<i>Canthidium</i> sp. 4	0	0	0	0	1	1
<i>Canthon conformis</i>	6	22	382	211	15	636
<i>Canthon histrio</i>	0	10	202	22	0	234
<i>Canthon podagricus</i>	0	0	1	0	150	151
<i>Canthon quinquemaculatus</i>	193	467	914	343	25	1942
<i>Canthon smaragdulus</i>	7	1	0	0	0	8
<i>Coprophanæus cyanescens</i>	14	41	27	37	4	123
<i>Coprophanæus saphirinus</i>	102	19	56	39	0	216
<i>Deltochilum brasiliensis</i>	1	0	2	0	0	3
<i>Deltochilum furcatum</i>	1	7	1	1	0	10
<i>Deltochilum icaroides</i>	1	9	0	2	0	12
<i>Deltochilum</i> aff. <i>Komareki</i>	86	460	437	188	14	1185
<i>Deltochilum morbillosum</i>	7	13	0	0	0	20
<i>Dichotomius carbonarius</i>	1	0	0	0	0	1
<i>Dichotomius depressicollis</i>	1	0	0	3	0	4
<i>Dichotomius nissus</i>	0	1	0	0	54	55
<i>Dichotomius sericeus</i>	278	588	871	377	14	2128



<i>Dichotomius</i> sp. 1	0	0	1	0	0	1
<i>Eurysternus aeneus</i>	0	0	0	1	0	1
<i>Eurysternus caribaeus</i>	18	167	28	5	0	218
<i>Eurysternus parallelus</i>	6	2	37	2	0	47
<i>Eutrichillum hirsutum</i>	0	0	0	0	5	5
<i>Onthophagus</i> aff. <i>buculus</i>	0	0	0	0	1	1
<i>Onthophagus catharinensis</i>	1	2	0	0	0	3
<i>Onthophagus tristis</i>	0	6	0	0	0	6
<i>Scybalocanthus nigriceps</i>	2	0	0	0	0	2
<i>Trichillum</i> sp. 1	1	0	0	0	0	1
<i>Trichillum</i> sp. 2	1	0	0	0	0	1
<i>Uroxys dilaticollis</i>	0	3	0	0	0	3
<i>Uroxys</i> sp. 1	7	2	0	0	0	9
<i>Uroxys</i> sp. 2	6	0	0	0	0	6
<i>Uroxys</i> sp.3	1	0	0	0	0	1
<i>Uroxys thoracalis</i>	0	302	0	0	0	302
Total	759	2139	2969	1241	285	7393




TABLA MST III-2. *Resultados de la cobertura de muestreo para cada uno de los ambientes estudiados en el Bosque Atlántico del Alto Paraná. BN: Bosque nativo, PP: plantación madura de pinos, PZ: parqueizado, SP: silvopastoril y PG: potrero para ganadería. n = es el número de individuos observados en muestra de referencia (tamaño muestral). S.obs = número de especies observadas en la muestra de referencia. C.hat = estimador de cobertura de la muestra de referencia.*

	BN	PP	PZ	SP	PG
N	759	2139	2969	1241	285
S.obs	26	24	18	17	12
C.hat	0.985	0.998	0.998	0.997	0.989



TABLA MST III-3. Índice de Czekanowski para estimar solapamiento de nicho trófico de coleópteros copro-necrófagos en el bosque nativo y cuatro usos de la tierra en el Bosque Atlántico del Alto Paraná.

AMBIENTE	RÉPLICA	ÍNDICE DE CZEKANOSWSKI
BOSQUE NATIVO	1	0.532
	2	0.359
	3	0.292
	4	0.575
	5	0.514
PLANTACIÓN MADURA DE PINOS	1	0.588
	2	0.455
	3	0.536
	4	0.639
	5	0.555
PARQUIZADO	1	0.647
	2	0.706
	3	0.558
	4	0.671
	5	0.557
SILVOPASTORIL	1	0.595
	2	0.584
	3	0.630
	4	0.636
	5	0.692
POTRERO PARA GANADERÍA	1	0.255
	2	0.288
	3	0.295
	4	0.236
	5	0.275

A photograph of a dung beetle on a soil surface, overlaid with a semi-transparent orange filter. The beetle is positioned in the upper half of the frame, facing right. The soil is composed of small, light-colored particles.

IV MECANISMOS FISIOLÓGICOS DE RESPUESTA AL DISTURBIO ANTRÓPICO

En proceso: Giménez Gómez V.C, Verdú
J.R y Zurita G.A. 2018. Why dung beetles
are absent in open habitats in the
southern Atlantic forest of Argentina?
A physiological explanation. OIKOS.



IV.1 INTRODUCCIÓN

La temperatura es uno de los factores abióticos que más influye en la distribución espacial y temporal de insectos (Heath *et al.* 1971, Bowler y Terblanche 2008, Harrison *et al.* 2012) ya que controla las funciones bioquímicas, fisiológicas, el desarrollo y el comportamiento de los mismos (Angilletta 2009, Kingsolver 2009, Reis *et al.* 2011, Harrison *et al.* 2012). En ecosistemas terrestres, los insectos (tanto endotermos como ectotermos) enfrentan una gran variedad de temperaturas a lo largo del día y del año, y el nicho térmico de cada especie define los ambientes en los cuales las especies pueden estar activas durante el día y durante el año (Heath *et al.* 1971, Bartholomew y Heinrich 1978, Heinrich 1993, Kristensen *et al.* 2007, Loeschcke y Hoffmann 2007, Kristensen *et al.* 2008, Verdú y Lobo 2008, Harrison *et al.* 2012). El nicho térmico de una especie endoterma depende tanto de su capacidad para generar calor (endotermia) como la regulación de su temperatura (termorregulación) (Verdú y Lobo 2008). Si bien por definición la endotermia es la generación de calor, con fines prácticos para esta tesis se la definió como la capacidad de generar calor. Mientras que el calor interno que genera un organismo es producto principalmente del metabolismo (Clarke 2017) y, en insectos voladores, también está asociado a los músculos del vuelo (Krogh y Zeuthen 1941, Bartholomew y Heinrich 1978, Heinrich 1993, Verdú y Lobo 2008); la regulación de su temperatura depende tanto de respuestas comportamentales como fisiológicas, dentro de un rango óptimo de temperatura (Heinrich 1993, Verdú y Lobo 2008). Este rango óptimo de temperatura incluye aquellas entre las cuales las especies llevan a cabo sus funciones biológicas y ecológicas (Huey y Bennet 1987, Garland *et al.* 1991, Angilletta *et al.* 2002, Verdú y Lobo 2008). Existen además temperaturas críticas (límites térmicos) asociadas a condiciones de estrés, tanto por exceso de calor (límites térmicos superiores) como de frío (límites térmicos inferiores) que obstaculizan el pleno funcionamiento de las actividades biológicas de los organismos (Hazell y Bale 2011, Andersen *et al.* 2015, Gallego *et al.* 2016).

A escala local, la capacidad endoterma y la capacidad para termorregular (tanto a través del comportamiento como fisiológicamente) definen dónde y en qué momento una especie puede estar activa (Heath *et al.* 1971, Bartholomew y Heinrich 1978, Heinrich 1993, Kristensen *et al.* 2007, Loeschcke y Hoffmann 2007, Kristensen *et al.* 2008, Verdú y Lobo 2008, Harrison *et al.* 2012),



mientras que los límites térmicos indican hasta donde una especie es capaz de tolerar bajo condiciones de estrés térmico. Como consecuencia del cambio climático, los eventos extremos a los cuáles las especies están sometidas son cada vez más frecuentes y su respuesta ante estas condiciones extremas depende no sólo de estos límites térmicos, sino también de su endotermia y sus mecanismos de termorregulación. Las especies de insectos voladores pueden termorregular a través de mecanismos internos asociados con la circulación de la hemolinfa y, en algunos casos, por evaporación durante la respiración, y/o a través de mecanismos externos como es el enfriamiento por convección asociado con la postura que adopta cada especie durante el vuelo (Heinrich 1993, Verdú *et al.* 2007a, 2012, Kovac y Stabentheiner 2012). De acuerdo a los mecanismos internos de termorregulación, en coleópteros copro-necrófagos, existen dos tipos principales: el *mecanismo activo* (observado en especies diurnas) y *pasivo* (observado generalmente en especies nocturnas). En el primer caso, el organismo es capaz de transferir el exceso de calor desde el tórax al abdomen por medio del movimiento de la hemolinfa impulsado por el bombeo del abdomen, para posteriormente ser parcialmente eliminado desde el abdomen a través del tegumento por difusión o a través de los espiráculos durante la respiración. En el segundo caso, los organismos retienen el calor en el tórax, asociado con adaptaciones anatómicas como pelos torácicos y sacos aereos, evitando la transferencia de calor hacia el abdomen (Verdú *et al.* 2012). A pesar de que todas las variables fisiológicas mencionadas (endotermia, termorregulación y límites térmicos) han sido utilizadas para explicar patrones de distribución temporal y espacial de las especies de coleópteros copro-necrófagos (Bartholomew y Heinrich 1978, Heinrich y Bartholomew 1979, Addo-Bediako *et al.* 2000, Verdú *et al.* 2004, Verdú *et al.* 2007a), nunca se han utilizado para explicar la respuesta de las especies al disturbio antrópico.

Como se comentó en el capítulo anterior, el disturbio del ambiente afecta tanto a las condiciones ambientales como la disponibilidad espacial y temporal de los recursos (Louzada y Carvalho e Silva 2009, Culot *et al.* 2013, Puker *et al.* 2014, Bourg *et al.* 2016) y estos cambios conllevan a variaciones en la diversidad de especies (Halffter y Arellano 2002, Andrade-Núñez y Aide 2010, Tonelli *et al.* 2017). En coleópteros copro-necrófagos se ha observado que cambios en los factores abióticos (tales como temperatura, humedad, radiación solar) podrían tener un mayor efecto sobre la diversidad de especies (Halffter *et al.* 1992, Davis *et al.* 2002, Verdú *et al.* 2007a) que los factores bióticos (como por ejemplo competencia por los recursos) (Giménez Gómez *et al.*



2018a). Así, aquellos ambientes disturbados que mantienen las condiciones climáticas en relación al ambiente nativo (tanto de día como de noche) serían utilizados por un mayor número de especies nativas de coleópteros copro-necrófagos (Halffter y Favila 1993, Nichols *et al.* 2007, Louzada *et al.* 2010, Shahabuddin *et al.* 2010, Audino *et al.* 2014) que aquellos ambientes donde las condiciones climáticas son relativamente diferentes (durante el día es diferente, durante la noche es similar). En este último caso, dado que las condiciones ambientales son diferentes sobre todo durante el día, las especies que se verían más afectadas son las diurnas (Daily y Ehrlich 1996, Feer y Pincebourde 2005) y esto ha sido comprobado en otros grupos de especies como lo demuestran Tuff *et al.* 2016.

Frente al acelerado proceso de reemplazo de ambientes naturales por diferentes usos de la tierra que hoy en día está afectando la diversidad de coleópteros copro-necrófagos (Halffter y Arellano 2002, Andrade-Núñez y Aide 2010, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017, Tonelli *et al.* 2017), y la falta de conocimiento sobre cómo las especies responden a esos cambios, se considera que el estudio de mecanismos fisiológicos de respuesta asociados al disturbio permitiría un mayor entendimiento de la respuesta de las especies a procesos globales de deterioro ambiental (cambio climático, reemplazo de ecosistemas naturales) (Erasmus *et al.* 2002, Brook *et al.* 2008, Sheldon y Tewksbury 2014) y permitirían generar recomendaciones de manejo que incrementen la sustentabilidad de los sistemas productivos.

El principal objetivo de este capítulo es caracterizar la endotermia, termorregulación en vuelo y los límites térmicos superiores de las especies de coleópteros copro-necrófagos del Bosque Atlántico del Alto Paraná y evaluar si la variación de estos rasgos fisiológicos entre las especies pueden ser considerados como mecanismos para explicar la respuesta diferencial al disturbio. De acuerdo a este objetivo general se plantea como hipótesis que la endotermia, la termorregulación en vuelo y los límites térmicos superiores definen la capacidad de las especies de coleópteros copro-necrófagos para hacer uso de ambientes disturbados, sobre todo de aquellos que no mantienen las condiciones climáticas (ambientes abiertos, sin cobertura de dosel) con respecto al ambiente natural (ambiente cerrado, con cobertura de dosel). A partir de esta hipótesis se plantean las siguientes predicciones:

- 1- Las especies diurnas que hacen uso de ambientes abiertos tendrán menor endotermia (menor capacidad de generar calor) y mayores límites térmicos superiores que especies



diurnas que hacen uso de ambientes cerrados. En ambos casos se espera que especies diurnas presenten mecanismos activos de termorregulación.

- 2- Las especies crepusculares/nocturnas, que hacen uso tanto de ambientes cerrados como abiertos, tendrán similar endotermia (similar capacidad de generar calor) y límites térmicos superiores. En este caso, se espera que las especies crepusculares/nocturnas presenten mecanismos pasivos de termorregulación.

Para la hipótesis y predicciones no fueron consideradas las especies activas durante todo el día porque hasta el momento no hay estudios de nicho térmico ni límites térmicos para este grupo de especies y por lo tanto los resultados de este capítulo son exploratorios.

IV.2 METODOLOGÍA

Área de estudio

El área de estudio y los ambientes donde fueron colectados los coleópteros copro-necrófagos para caracterizar la actividad diaria y para realizar los experimentos de fisiología son los mismos que se mencionaron en el Capítulo II y III: bosque nativo, plantación madura de pinos, parqueado, silvopastoril y potrero para ganadería. Los cuatro primeros son ambientes con cobertura de dosel (“ambientes cerrados” de ahora en adelante) entre los cuáles no hay diferencia significativa en temperatura y humedad ambiente (TABLA 1, Capítulo II), mientras el potrero para ganadería (“ambiente abierto” de ahora en adelante) es un ambiente sin cobertura de dosel y con valores de temperatura y humedad ambiente que difieren del resto, principalmente durante el día.

Caracterización de actividad diaria y parámetros fisiológicos

- **ACTIVIDAD DIARIA**

El muestreo de actividad diaria se realizó durante cuatro días de manera simultánea en todos los ambientes. Estos días estuvieron repartidos entre noviembre de 2015 y febrero de 2016. En



cada uno de los cinco ambientes muestreados se colocaron 10 trampas de caída (submuestras) para la captura viva de coleópteros copro-necrófagos, haciendo un total de 50 trampas instaladas (cinco ambientes x 10 trampas). Las trampas estuvieron separadas por 50 m entre ellas. Estas trampas fueron colocadas en la réplica de cada ambiente donde se observó mayor abundancia en el muestreo de nicho trófico. De las 10 trampas por ambiente, cinco estuvieron cebadas con estiércol humano y cinco con carroña de vertebrados; estos cebos son los más efectivos para atraer especies coprófagas y necrófagas (Halffter y Matthews 1966, Spector 2006, Audino *et al.* 2014, Da Silva y Hernández 2016).

Cada uno de los cuatro días muestreados estuvo dividido en cinco períodos: 7:00–10:30, 10:30–14:30, 14:30–18:00, 18:00–00:00, 00:00–7:00 h. La elección de los horarios de cada periodo se realizó con base en datos de temperatura registrados por medio de sensores automáticos de temperatura y humedad (HOBO-ProV 2) colocados al ras del suelo en el mes de noviembre de 2014 (muestreo de nicho trófico) y teniendo en cuenta periodos relativamente homogéneos de temperaturas entre los ambientes (aumenta, disminuye o se mantiene relativamente constante la temperatura) (FIGURA 13).

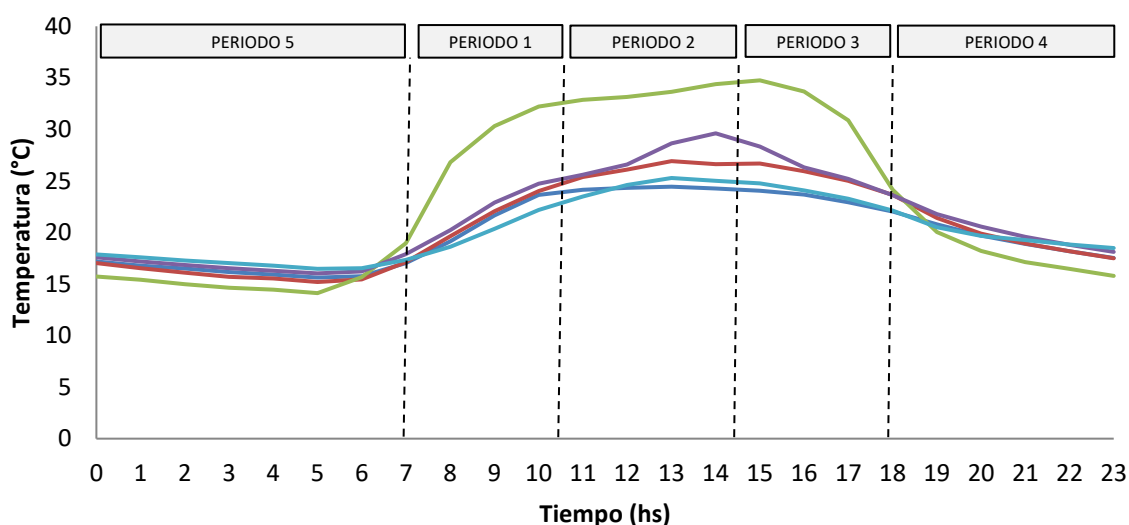


FIGURA 13. Temperatura a lo largo de un día en los cinco ambientes seleccionados: bosque nativo (línea azul), parqueizado (línea roja), plantación madura de pinos (línea celeste), silvopastoril (línea violeta) y potrero para ganadería (línea verde). Estos registros fueron tomados con sensores de temperaturas (HOBO-ProV 2) ubicados al ras del suelo. A partir de estos datos se pueden identificar periodos relativamente homogéneos de temperatura: 7:00 – 10:30, 10:30 - 14:30, 14:30 - 18:00, 18:00 – 24, 24 – 7:00 h. Los periodos están separados en el gráfico por líneas punteadas.

• ENDOTERMIA, TERMORREGULACIÓN Y LÍMITES TÉRMICOS SUPERIORES

Para los experimentos en laboratorio los coleópteros copro-necrófagos fueron colectados en los cinco ambientes mencionados anteriormente durante primavera-verano 2015-2017. Para colectarlos se utilizaron trampas de captura viva y colecta manual, ambas metodologías explicadas en detalle en el Capítulo II. Todos los individuos colectados fueron transportados al laboratorio donde fueron mantenidos en terrarios a 25 °C hasta que el experimento fue realizado (experimentos de termorregulación) o que fueran transportados a España (experimentos de respirometría de termolímite). En España, los individuos fueron mantenidos en terrarios a 28 °C. En todos los casos, los individuos fueron alimentados con estiércol de vaca (especies coprófagos) y pescado en descomposición (especies necrófagos). El transporte de los ejemplares a España fue realizado con los permisos pertinentes tanto para la exportación desde Argentina (N° 2408, Secretaría de ambiente y desarrollo sustentable) como la importación a España.

Previo a ser realizados los experimentos los individuos fueron aclimatados a 25 °C, temperatura mínima necesaria para que el sistema neuromuscular funcione correctamente y no sufran estrés



(May 1978, 1985, Heinrich 1993, Vannier 1994, Chown y Nicholson 2004, Verdú *et al.* 2006, Gallego *et al.* 2016) y fueron dejados en ayunas durante 72 h para eliminar el posible efecto que podría tener la cantidad de alimento que haya consumido cada uno. Para todos los experimentos solo fueron utilizados individuos adultos para evitar el posible efecto que pueda provocar la etapa de desarrollo en la que se encuentran (Spicer y Gaston 1999) y para la selección de individuos adultos se tuvo en cuenta el desgaste de las tibias y del clípeo. En todos los casos se tomó nota del sexo y del peso fresco, en este último caso utilizando una balanza de precisión (ACCULAB – SARTORIUS GROUP ALC-210 de España, HX-T de Argentina).

La **endotermia** y la **termorregulación** se estimaron a partir de tres temperaturas: temperatura del tórax ($T_{\text{tórax}}$), temperatura del abdomen (T_{abdomen}) y temperatura ambiental ($T_{\text{ambiental}}$), y las mismas fueron analizadas a partir de secuencias de videos termográficas registradas con dos termocámaras: Termocámara infrarroja FLIR, modelo T450, con resolución de 320 x 240 pixeles, un rango espectral de 7.5-13 μm y una sensibilidad térmica $< 30 \text{ mk}$ a 30°C del Instituto de Biología Subtropical-Argentina; y Termocámara infrarroja FLIR, modelo P620, con resolución de 640 x 480 pixeles, un rango espectral de 7.5-13 μm y una sensibilidad térmica de 0.06°C a 30°C de la Universidad de Alicante-España. La endotermia fue medida durante el despegue de los individuos, mientras que la termorregulación durante el vuelo. La endotermia fue medida durante el despegue porque no todos los individuos de todas las especies volaron y otros individuos eran tan pequeños que la termocámara no los registraba, entonces para no perder el dato para estos individuos es que se decidió medir la endotermia en ese momento. Para corroborar que era correcto este procedimiento y que no se estaba sobreestimando o subestimando valores, tomamos los individuos de las especies que si volaron, medimos endotermia en despegue y vuelo y analizamos los datos de diferencias entre ambientes para comparar. Los resultados (Giménez Gómez, datos no publicados) mostraron que ambas endotermias responden igual y que por lo tanto era válido para el trabajo utilizar la endotermia durante el despegue. Para medir endotermia los individuos fueron fijados y suspendidos por el pronoto en el aire con un alfiler con parafina (metodología A, FIGURA 14A). En algunos casos donde no se pudo suspender a los individuos, estos fueron colocados en un recipiente de plástico circular cubierto con papel film delgado (mezcla de polietileno y polipropileno) (metodología B, FIGURA 14B). Para medir termorregulación en vuelo, los coleópteros copro-necrófagos fueron fijados y suspendidos desde el pronoto en el aire usando un alfiler con



parafina como para medir la endotermita (FIGURA 14A). Un detalle más fino de esta metodología puede ser encontrado en el epígrafe de la FIGURA 14.



FIGURA 14. Experimentos de endotermita y termorregulación en vuelo de coleópteros copro-necrófagos del Bosque Atlántico del Alto Paraná. A) Los coleópteros copro-necrófagos fueron fijados y suspendidos en el aire con un alfiler con parafina, la parafina se utilizó para fijar el individuo desde el pronoto al alfiler y el alfiler, a su vez, estaba fijado a una estructura metálica con forma de L. Cerca de cada individuo se colocó una lámpara de tubos fluorescentes de 60 W para estimularlos con el calor de la luz; B) Los coleópteros copro-necrófagos fueron colocados en un recipiente de plástico circular y sobre éste se colocó una lámpara de tubos fluorescentes de 60 W para estimularlos con el calor de la luz. El papel film que cubría el recipiente circular utilizado para que los individuos al volar no se escaparan, era lo suficientemente fino (0.01 mm) para no provocar disturbio en las medidas sobre los individuos que estaban dentro del recipiente.

Para tomar registro y analizar las secuencias de videos termográficos se utilizó el software ResearchIR (64-bit). Previamente también se midió: la temperatura ambiente, la temperatura reflejada en el individuo, la humedad relativa, la distancia entre la termocámara y el individuo (0.5 m), siguiendo la metodología de Verdú *et al.* (2012). También se corrigió la emisividad de cada especie siguiendo la metodología de Verdú *et al.* (2012) y Gallego *et al.* (2016). A partir de esta metodología lo que se hizo fue medir la emisividad de la cutícula de cada especie a diferentes temperaturas (50-80 °C) utilizando la cutícula fresca de cada especie y tomando como referencia cinta aislante negra, cuya emisividad es conocida ($\epsilon = 0.95$) (TABLA MST IV-1).

A partir de los experimentos de despegue y de vuelo, para cada individuo, se obtuvieron tres pendientes de temperatura en el tiempo: una del tórax ($pT_{\text{tórax}}$), una del abdomen (pT_{abdomen}) y una



del ambiente (pT_{ambiente}). Estas pendientes fueron calculadas usando perfiles de temperaturas registrados a intervalos de 5 segundos durante diferentes periodos de tiempo (de acuerdo a cada especie) durante el vuelo continuo. Todas estas medidas fueron tomadas desde la vista lateral del individuo. Como el movimiento de las patas podía interferir con las mediciones, se utilizó la temperatura máxima de cada área para tomar las medidas y de esta forma nos aseguramos que la temperatura máxima registrada fuera generada por endotermia. La endotermia durante el despegue fue calculada como la diferencia entre la temperatura del tórax y la temperatura del ambiente (Heinrich 1993, Verdú *et al.* 2004, Verdú y Lobo 2008) y la termorregulación en vuelo a partir de la diferencia entre las $pT_{\text{tórax}} - pT_{\text{abdómen}}$ y $pT_{\text{abdómen}} - pT_{\text{ambiente}}$ (FIGURA 15). Con respecto a esto último, cuando no hay diferencia entre $pT_{\text{tórax}} - pT_{\text{abdómen}}$, las mismas son positivas y hay diferencias entre $pT_{\text{abdómen}} - pT_{\text{ambiente}}$ los individuos *termorregulan activamente*; cuando hay diferencia entre $pT_{\text{tórax}} - pT_{\text{abdómen}}$ y no hay diferencia entre $pT_{\text{abdómen}} - pT_{\text{ambiente}}$ los individuos *termorregulan pasivamente* (Verdú *et al.* 2012).

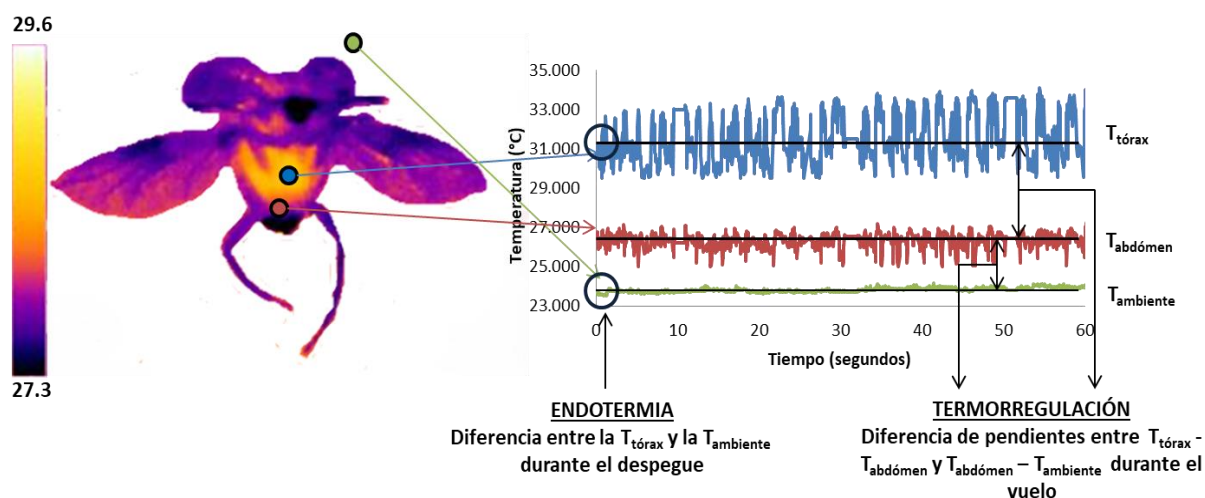


FIGURA 15. Representación gráfica del experimento de endotermia y termorregulación en coleópteros copro-necrófagos adultos del Bosque Atlántico del Alto Paraná. El círculo azul representa el área seleccionada para medir la $T_{\text{tórax}}$, el círculo rojo representa el área seleccionada para medir la $T_{\text{abdómen}}$ y el verde representa el área seleccionada para medir la T_{ambiente} . Los círculos transparentes con bordes negros representan los momentos y las temperaturas utilizadas para calcular la endotermia (despegue) ($T_{\text{tórax}} - T_{\text{ambiente}}$) y las líneas negras representan las pendientes de cada curva de temperatura utilizadas para estimar el patrón de termorregulación.



El experimento de **respirometría de termolímite**, utilizado para identificar las variables asociadas a los límites térmicos superiores, se encuentra formado por dos sistemas acoplados: un sistema de termolímite y un sistema de respirometría (**FIGURA 16**), cada uno de los cuáles está detallado en la sección de **METODOLOGÍA MSM IV-1**. Cabe destacar que esta metodología no ha sido utilizada antes en coleópteros copro-necrófagos para estimar límites térmicos superiores y el protocolo ha sido desarrollado por el Dr. José R. Verdú.

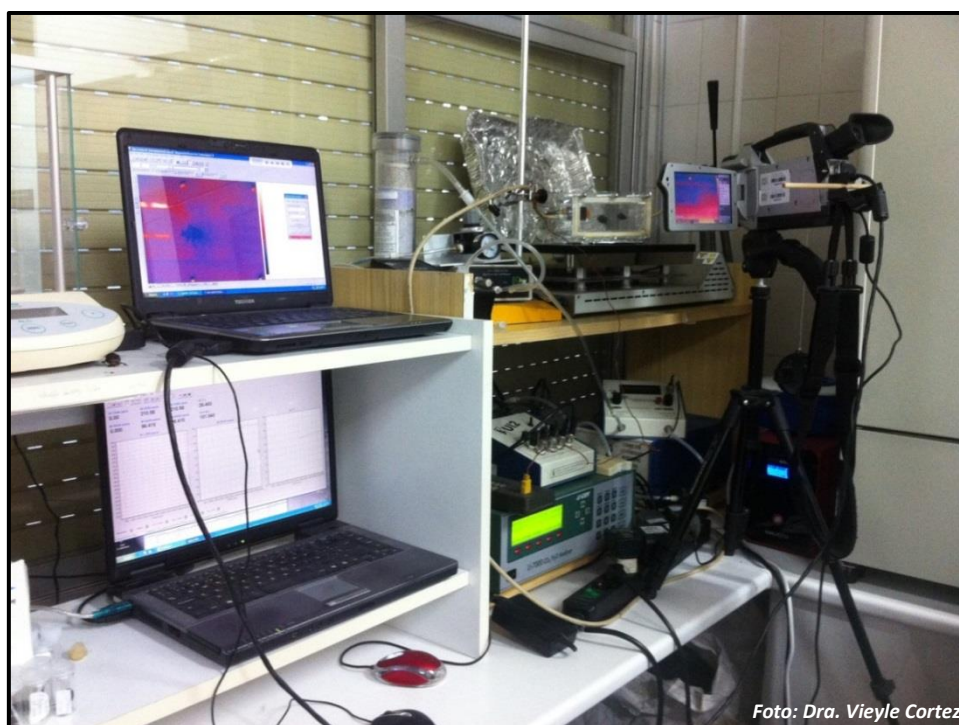


Foto: Dra. Vieyle Cortez

FIGURA 16. Experimento de respirometría de termolímite montado en la Universidad de Alicante – España, para medir los límites térmicos superiores de coleópteros copro-necrófagos del Bosque Atlántico del Alto Paraná, Argentina.

A partir de los experimentos de termolímite se obtuvieron dos curvas, una para el individuo vivo y otra para el individuo muerto. Para obtener esas curvas, se utilizó el software ResearchIR (64-bit). Previamente también se midió: la temperatura ambiental, la temperatura reflejada en el individuo, la humedad relativa y la distancia entre la termocámara y el individuo, siguiendo la metodología de Verdú *et al.* (2012). Se dibujó un área en el tórax de cada individuo; área donde se produce calor por medio de los músculos del cuerpo involucrados en el movimiento de las patas y de las alas (Krogh y Zeuthen 1941, Bartholomew y Heinrich 1978, Heinrich 1993, Verdú y Lobo 2008). Se utilizó el valor máximo de temperatura en cada medida porque el movimiento de las patas podía interferir



con la medición. Luego los datos obtenidos fueron corregidos por la emisividad de cada especie y por el efecto de la lámina de polipropileno (explicado en la sección de **METODOLOGÍA MSM IV-1**) y graficados. A partir del experimento de respirometría también se obtuvieron dos curvas, una asociada al H₂O y otra al CO₂. Para obtener esas curvas se utilizó el software Expedata.

Tomando en cuenta ambas curvas del experimento de termolímite, ambas curvas del experimento de respirometría y el comportamiento del individuo vivo (a partir de los videos), se estimaron nueve fases de respuesta por parte de los coleópteros copro-necrófagos, en base al estudio realizado por Lighton y Turner (2004) (**FIGURA 17; TABLA 2**): 1) Fase de equilibrio, 2) Fase de inicio de estrés (SST: Start Stress Temperature), 3) Fase de termorregulación (HRT: Heat Regulation Temperature), 4) Fase de rampa (RR: Ramping Rate), 5) Fase de estabilización, 6) Fase crítica (CT_{max}: Máximum Critical Temperature), 7) Fase mortal (ULT: Upper Lethal Temperature), 8) Fase post-mortal (PMT: Post Mortal Temperature) y 9) Fase de caída exponencial (ED: Exponential Decay). De las nueve fases, para esta tesis sólo se seleccionaron cuatro: SST, HRT, CT_{max} y ULT. La selección de estos cuatro límites térmicos superiores se hizo en base a que algunos de ellos ya han sido utilizados en otros estudios por su gran relevancia al momento de estudiar los límites térmicos superiores en insectos (Klok *et al.* 2004, Lighton y Turner 2004, Folk *et al.* 2007, Fleurat-Lessard y Dupuis 2010, Käfer *et al.* 2012, Stabentheiner *et al.* 2012, Vorhees y Bradley 2012, Kovac *et al.* 2014, Gallego *et al.* 2016, Gallego *et al.* 2018) y en base a lo observado desde los patrones obtenidos, sobre todo de las curvas del CO₂ y comportamiento en los videos.

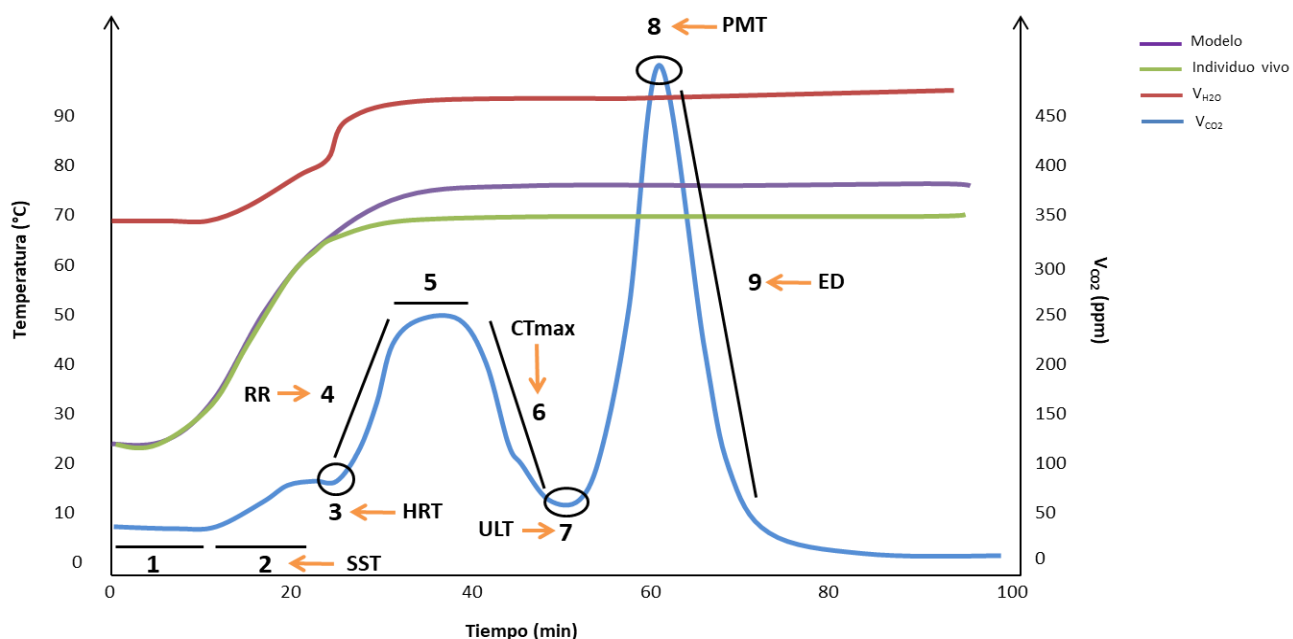


FIGURA 17. Representación del experimento de respirometría de termolímite en coleópteros copro-necrófagos adultos del Bosque Atlántico del Alto Paraná para determinar sus límites térmicos superiores. La figura está dividida en nueve fases de acuerdo a los cambios en CO_2 , H_2O y comportamiento de los individuos en el tiempo: 1) Fase de equilibrio, 2) Fase de inicio de estrés (SST: Start Stress Temperature), 3) Fase de termorregulación (HRT: Heat Regulation Temperature), 4) Fase de rampa (RR: Ramping Rate), 5) Fase de estabilización, 6) Fase crítica (CT_{max} : Máximo Critical Temperature), 7) Fase mortal (ULT: Upper Lethal Temperature), 8) Fase post-mortal (PMT: Post Mortal Temperature) y 9) Fase de caída exponencial (ED: Exponential Decay). Modificado de Lighton y Turner (2004).



TABLA 2. Fases del experimento de respirometría de termolímite en coleópteros copro-necrófagos adultos del Bosque Atlántico del Alto Paraná para determinar sus límites térmicos superiores. La descripción de cada fase estuvo basada en los cambios de comportamiento observados en los videos, y de los cambios en CO_2 y H_2O de los individuos en el tiempo (FIGURA 5). 1) Fase de equilibrio, 2) Fase de inicio de estrés (SST: Start Stress Temperature), 3) Fase de termorregulación (HRT: Heat Regulation Temperature), 4) Fase de rampa (RR: Ramping Rate), 5) Fase de estabilización, 6) Fase crítica (CTmax: Máximum Critical Temperature), 7) Fase mortal (ULT: Upper Lethal Temperature), 8) Fase post-mortal (PMT: Post Mortal Temperature) y 9) Fase de caída exponencial (ED: Exponential Decay).

ETAPA	COMPORTAMIENTO – VIDEOS	V_{CO_2} ; T; $\text{V}_{\text{H}_2\text{O}}$
1	El individuo se mueve con normalidad	El V_{CO_2} y el $\text{V}_{\text{H}_2\text{O}}$ se mantienen constantes, las curvas de temperatura se mantienen juntas
2	El individuo acelera el movimiento de sus patas	El V_{CO_2} aumenta levemente, las curvas de temperatura se mantienen juntas y el $\text{V}_{\text{H}_2\text{O}}$ aumenta levemente
3	El individuo comienza a volar o a realizar intentos de despegue	El V_{CO_2} aumenta abruptamente, las curvas de temperatura se separan dando indicios de termorregulación por parte del individuo vivo y el $\text{V}_{\text{H}_2\text{O}}$ aumenta
4	El individuo mantiene su vuelo o mantiene los intentos de despegue	Pendiente del primer pico de V_{CO_2} que indica cantidad de V_{CO_2} liberado durante la apertura de los espiráculos
5	El individuo deja de volar o de hacer intentos de despegue	El V_{CO_2} alcanza una plataforma, las curvas de temperatura están separadas y el $\text{V}_{\text{H}_2\text{O}}$ alcanza una plataforma
6	El individuo comienza a realizar movimientos descoordinados con sus patas, se producen espasmos en el individuos y parálisis en alguna de sus extremidades	El V_{CO_2} disminuye abruptamente, las curvas de temperatura siguen separadas y el $\text{V}_{\text{H}_2\text{O}}$ se mantiene constante
7	El individuo deja de moverse por completo y muere	El V_{CO_2} llega a un valle, que corresponde al último valle antes del último pico de V_{CO_2} que se observa. Las curvas de temperatura se mantienen separadas y el $\text{V}_{\text{H}_2\text{O}}$ se mantiene constante
8	El individuo está muerto	Corresponde al último pico de V_{CO_2} , el pico post-mortem. Las curvas de temperatura se mantienen separadas y el $\text{V}_{\text{H}_2\text{O}}$ se mantiene constante
9	El individuo está muerto	El V_{CO_2} decae exponencialmente, las curvas de temperatura se mantienen separadas y el $\text{V}_{\text{H}_2\text{O}}$ se mantiene constante



Análisis de datos

- **SELECCIÓN DE ESPECIES**

Para la selección de especies se tuvieron en cuenta a las especies más representativas de los ensamblajes estudiados, de acuerdo principalmente a su abundancia. La selección se hizo en base a los muestreos de coleópteros copro-necrófagos realizados en esta tesis (nicho trófico y diversidad taxonómica).

- **ACTIVIDAD DIARIA**

Para determinar la actividad diaria (diurna – crepuscular/nocturna o todo el día) de las especies a partir del muestreo, se calculó el número de individuos total uniendo los periodos 1-2-3 (periodos diurnos) y uniendo los periodos 4-5 (periodos crepuscular y nocturno). Se definió a cada especie como diurna o crepuscular/nocturna cuando al menos el 75% de los individuos fueron capturados en estos periodos. Para las especies que no fueron capturadas durante estos muestreos, la actividad diaria fue definida en base a bibliografía y observaciones personales a campo.

- **ENDOTERMIA**

Para poner a prueba las predicciones planteadas para endotermia fueron realizados Modelos Lineales Generales y Mixtos utilizando el paquete ‘nlme’ de R (Pinheiro *et al.* 2018, R Core Team 2017). Para comparar entre especies diurnas vs crepusculares/nocturnas de ambientes cerrados vs abiertos, en el modelo (Modelo 1) se incluyó: actividad diaria (diurna y crepuscular/nocturna) y ambientes (bosque nativo, plantación madura de pino, parquizado, silvopastoril y potrero para ganadería) como variables explicatorias, la interacción entre actividad diaria y ambientes, endotermia como variable fija, la identidad de las especies como variable aleatoria y, dado que se conoce que la endotermia se encuentra influenciada por el peso (Verdú *et al.* 2006), el peso fue considerado como covariable:

$$\text{Modelo 1} = \text{lmer}(\log(\text{endotermia})) \sim \text{ambiente} * \text{actividad} + \text{peso} + (1 | \text{especies})$$



Para comparar entre especies activas todo el día pero que hacen uso de diferentes ambientes (cerrados o abierto) el modelo utilizado fue el mismo sólo que se eliminó el factor actividad y por lo tanto también la interacción entre actividad y ambiente:

$$\text{Modelo 2} = \text{lmer}(\log(\text{endotermia})) \sim \text{ambiente} + \text{peso} + (1 \mid \text{especies})$$

Dado que en todos los casos los datos de endotermia no presentan una distribución normal, los mismos fueron transformados por medio de la función de logaritmo. En ambos modelos (Modelo 1 y 2) se utilizaron los individuos como réplicas y el número de individuos utilizados por especies se encuentra registrado en la TABLA MST IV-5.

Finalmente, en todos los casos se realizó un análisis de varianza (ANOVA), considerando la prueba de Chi cuadrado de Wald, para obtener la significancia de los modelos a partir del paquete 'car' de R (Fox *et al.* 2011, R Core Team 2017) y comparaciones a posteriori entre ambientes y teniendo en cuenta la actividad diaria a partir del paquete 'emmeans' de R (Lenth *et al.* 2018, R Core Team 2017). Finalmente se utilizó el paquete 'ggplot' de R (Wickham *et al.* 2009, R Core Team 2017) para representar la interacción entre ambientes y actividad del Modelo 1.

- **TERMORREGULACIÓN EN VUELO**

La variación de cada una de las pendientes de la temperatura en el tiempo fue obtenida a partir de regresiones lineales por el método de mínimos cuadrados. Las pendientes de la $T_{\text{tórax}}$, $T_{\text{abdómen}}$ y $T_{\text{ambiental}}$ para cada especie fueron comparadas usando análisis de varianza no paramétrico, Kruskal Wallis, y análisis a posteriori (Conover-Inman) para comparaciones de a pares de pendientes, utilizando el software libre INFOSTAT (Di Rienzo *et al.* 2016).

- **LÍMITES TÉRMICOS SUPERIORES**

Para poner a prueba las predicciones planteadas para límites térmicos superiores (SST: Start Stress Temperature, HRT: Heat Regulation Temperature, CT_{max} : Maximum Critical Temperature y ULT: Upper Lethal Temperature) y comparar entre especies diurnas y crepuscular/nocturnas de ambientes cerrados (bosque nativo, plantación madura de pino, parqueizado y silvopastoril) vs abiertos (potrero para ganadería), fue utilizado el Modelo 1 descrito anteriormente para endotermia. En este caso, la variable dependiente considerada fue cada uno de los límites térmicos



estudiados (SST, HRT, CTmax y ULT). A pesar de que en el caso de los límites térmicos no se conoce si el peso tiene influencia, el mismo fue considerado en el modelo a modo precautorio. Para comparar entre especies activas todo el día pero que hacen uso de diferentes ambientes (cerrados o abierto) el modelo utilizado fue el Modelo 2 explicado para endotermia, en el cuál se elimina el factor actividad y la interacción entre actividad y ambiente. Finalmente se aplicó el ANOVA para ver si los modelos mostraban diferencias entre los diferentes grupos de especies en sus límites térmicos de acuerdo a su uso de ambiente y actividad (Modelo 1) o sólo de acuerdo al ambiente (Modelo 2). En todos los casos, al igual que para endotermia, los individuos fueron considerados como réplicas (el número de individuos utilizados por especies se encuentra registrado en la **TABLA MST IV-7**) y hubo que transformar los datos mediante una función de logaritmo para cumplir con los supuestos.

IV.3 RESULTADOS

Selección de especies

De acuerdo a los criterios de abundancia de especies, a partir del muestreo de diversidad trófica y diversidad taxonómica, se seleccionaron 24 especies (**TABLA MST IV-2**). De las 24 especies: cuatro sólo hacen uso preferente del bosque nativo (*Canthon smaragdulus* Fabricius, *Chalcocopris hesperus* Olivier, *Onthophagus catharinesis* Paulian y *Scybalocanthon nigriceps* Martínez), una del silvopastoril (*Dichotomius mormon* Hope) y cuatro del potrero para ganadería (*Canthon podagricus* Harold, *Dichotomius nesus* Olivier, *Ontherus sulcator* Fabricius y *Onthophagus* aff. *buculus* Mannerheim). El resto de especies fueron capturadas en más de un ambiente y por lo tanto no se consideraron para los análisis.



Actividad diaria

En el muestreo de actividad diaria, se colectó un total de 2.387 individuos de 22 especies. De acuerdo al criterio para determinar si la especie es diurna o crepuscular/nocturna ($> 75\%$ en alguno de los periodos) se logró establecer la actividad de 14 especies: seis diurnas y ocho crepusculares/nocturnas (resaltadas con negrita, **TABLA MST IV-3**). Para el resto de especies seleccionadas y que su actividad no pudo ser estimada a partir del muestreo de actividad diaria (10 especies), se utilizó bibliografía y observaciones personales a campo. En resumen, de las 24 especies: 10 fueron diurnas (nueve de ambientes cerrados y una de ambiente abierto), 11 fueron crepusculares/nocturnas (10 de ambientes cerrados y una de ambiente abierto) y tres activas todo el día (dos de ambientes cerrados y una de ambiente abierto) (**TABLA MST IV-4**).

Endotermia

De las 24 especies seleccionadas, la endotermia fue medida por medio de la metodología A (suspendidas en un alfiler desde el pronoto) en 16 especies y por medio de la metodología B (en un recipiente de plástico) en ocho especies. De todas las especies consideradas, los individuos que presentaron menor endotermia fueron de la especie *Canthon podagricus* Harold ($0.9\text{ }^{\circ}\text{C}$), diurna que sólo hace uso de ambientes abiertos y los de mayor endotermia fueron de la especie *Coprophanaeus cyanescens* ($8.8\text{ }^{\circ}\text{C}$), nocturna que hace uso tanto de ambientes cerrados como abiertos (**TABLA MST IV-5**).

El resultado del Modelo Lineal General y Mixto (Modelo 1) muestra diferencias significativas entre especies de acuerdo al ambiente ($\text{Chisq} = 5.85$, $n = 203$, $gl = 1$, $p = 0.0155$) y a la actividad ($\text{Chisq} = 4.44$, $n = 203$, $gl = 1$, $p = 0.0351$), y que hay interacción entre ambas variables ($\text{Chisq} = 5.04$, $n = 203$, $gl = 1$, $p = 0.0247$). Con respecto al ambiente, y a partir de las pruebas a posteriori, se encontró diferencias en endotermia entre especies diurnas que hacen uso de los diferentes ambientes ($E = 0.1627$, $t = -2.419$, $p = 0.0278$) y no entre especies crepusculares/nocturnas ($E = 0.1627$, $t = 0.486$, $p = 0.6333$) (**FIGURA 18**). Las especies diurnas que hacen uso de ambientes abiertos presentaron menor endormia que las especies que hacen uso de ambientes cerrados. Con



respecto a la actividad, sólo en ambientes abiertos se observó que las especies diurnas se diferencian en endotermia de las especies crepusculares/nocturnas ($E = -1.1188$, $t = -2.106$, $p = 0.0499$), mientras que en ambientes cerrados no se observaron diferencias ($E = 0.1484$, $t = 0.694$, $p = 0.4967$). Con respecto al Modelo 2, utilizado para comparar entre especies activas todo el día, no se encontraron diferencias en endotermia de acuerdo a los ambientes a los que hacen uso ($Chisq = 6.91$, $n = 24$, $gl = 1$, $p = 0.1715$).

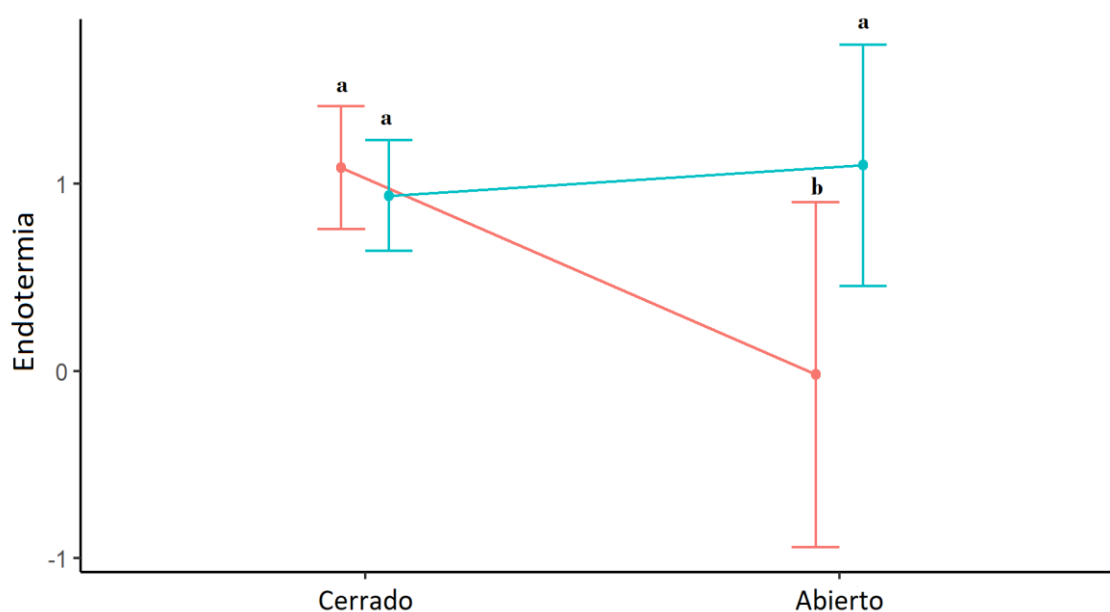


FIGURA 18. Interacción en endotermia entre ambientes cerrados vs abiertos en especies diurnas (color rosado) y crepusculares/nocturnas (color celeste) del Bosque Atlántico del Alto Paraná. Junto con los valores promedio de endotermia se muestra el intervalo de confianza para cada grupo de especies. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$).

Termorregulación en vuelo

En relación a los análisis para caracterizar la termorregulación durante el vuelo, los resultados muestran que solamente los individuos de una especie (*Coprophanaeus saphirinus*) presentan mecanismo pasivo de termorregulación (TABLA MST IV-6). El resto de especies, independiente de su actividad, no presentaron mecanismos activos o pasivos de termorregulación evidentes; sólo algunos individuos de *Canthon podagricus* termorregularon activamente, pero no todos. De



acuerdo a estos resultados, las especies estudiadas no experimentan mecanismos de termorregulación eficaces y los mecanismos encontrados fueron tres: A) hay diferencias entre las $pT_{\text{tórax}}$ - pT_{abdomen} y no hay diferencias entre las pT_{abdomen} - pT_{ambiente} (caso particular de *Coprophanaeus saphirinus*) (FIGURA 19A); B) no hay diferencias entre las pT_{abdomen} - pT_{ambiente} , las mismas son levemente positivas y no hay diferencias entre las pT_{abdomen} - pT_{ambiente} (por ejemplo *Coprophanaeus cyanescens* y *Dichotomius mormon*) (FIGURA 19B), y C) no hay diferencias entre las pT_{abdomen} - pT_{ambiente} , las mismas son negativas y no hay diferencias entre las pT_{abdomen} - pT_{ambiente} (por ejemplo *Canthon confomis*, *C. smaragdulus* y *Deltochilum brasiliensis*) (FIGURA 19C) (TABLA MST IV-6, GRÁFICAS MSG IV-1).

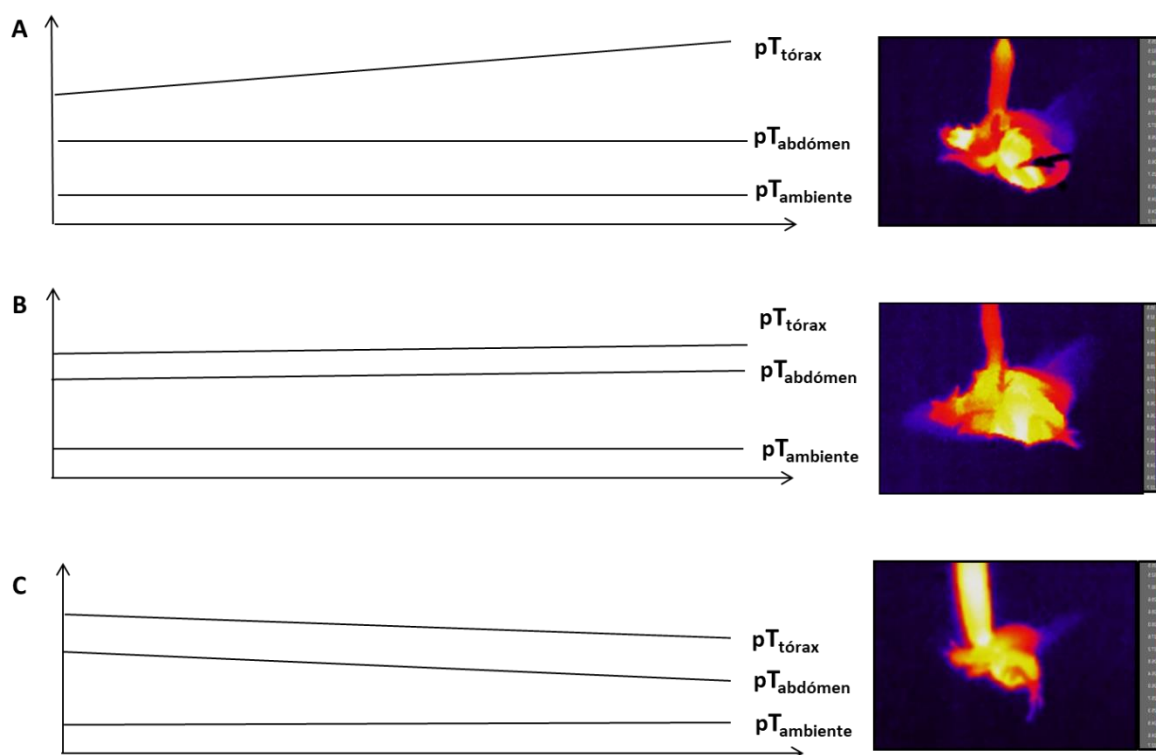


FIGURA 19. Resultados de los experimentos de termorregulación en vuelo de coleópteros copro-necrófagos del Bosque Atlántico del Alto Paraná. De acuerdo a sus pendientes ($pT_{\text{tórax}}$, pT_{abdomen} y pT_{ambiente}) y diferencias de pendientes se observan tres mecanismos: A) hay diferencias entre la $pT_{\text{tórax}}$ - pT_{abdomen} y no hay diferencias entre la pT_{abdomen} - pT_{ambiente} (mecanismo pasivo); B) no hay diferencias entre la pT_{abdomen} - pT_{ambiente} , las mismas son levemente positivas y no hay diferencias entre la pT_{abdomen} - pT_{ambiente} ; y C) no hay diferencias entre la pT_{abdomen} - pT_{ambiente} , las mismas son negativas y no hay diferencias entre la pT_{abdomen} - pT_{ambiente} . Las imágenes que acompañan cada patrón son ejemplos de especies que cumplen con cada uno de los patrones: A) *Coprophanaeus saphirinus*, B) *Coprophanaeus cyanescens* y C) *Canthon smaragdulus*.



Limites térmicos superiores

De acuerdo a los resultados del inicio de estrés (SST: Start Stress Temperature) los individuos que se se estresaron a temperatura corporal más alta fueron de la especie *Canthon podagricus* (40 °C), diurna que sólo hace uso de ambientes abiertos y los que se estresaron a temperatura corporal más baja fueron de *Canthon smaragdulus* (25.6 °C), diurna que sólo hace uso de bosque nativo (ambiente cerrado). De acuerdo a la temperatura de inicio de termorregulación (HRT: Heat Regulation Temperature), los individuos que comenzaron a termorregular a temperatura más baja fueron de la especie *Chalcocopris hesperus* (33.3 °C), diurna que igualmente sólo hace uso de ambientes cerrados y los que comenzaron a temperatura más alta fueron de la especie *Eutrichillum hirsutum* Boucomont (48 °C), crepuscular/nocturna de muy pequeña talla que hace uso tanto de ambientes cerrados como abiertos. Con respecto a la temperatura crítica máxima (CTmax: Maximum Critical Temperature) y temperatura letal (ULT: Upper Lethal Temperature) los individuos que alcanzaron el CTmax y ULT a temperaturas más baja fueron de la especie *Onthophagus tristis* Harold (42.8 °C, 45.7 °C respectivamente), activa todo el día sólo en ambientes cerrados; y los que los alcanzaron a temperaturas más elevadas fueron de la especie *Canthon conformis* Harold (50.7 °C, 53.1 °C respectivamente), diurna que hace uso tanto de ambientes cerrados como abiertos (TABLA MST IV-7, GRÁFICAS MSG IV-2).

De acuerdo a los resultados obtenidos a partir del Modelo 1 aplicado para cada límite térmico (SST: Start Stress Temperature, HRT: Heat Regulation Temperature, CTmax: Maximum Critical Temperature y ULT: Upper Lethal Temperature), se observa que no hay interacción para ninguno de los límites térmicos (SST: $Chisq = 0.45$, $n = 139$, $gl = 1$, $p = 0.4997$; HRT: $Chisq = 0.17$, $n = 139$, $gl = 1$, $p = 0.6772$; CTmax: $Chisq = 0.03$, $n = 139$, $gl = 1$, $p = 0.8689$; ULT: $Chisq = 0.13$, $n = 139$, $gl = 1$, $p = 0.7226$). Por otro lado se observaron diferencias significativas de acuerdo al ambiente en SST ($Chisq = 7.01$, $n = 139$, $gl = 1$, $p = 0.0080$) y HRT ($Chisq = 5.19$, $n = 139$, $gl = 1$, $p = 0.0226$) (FIGURA 20A-B), pero no en CTmax ($Chisq = 0.07$, $n = 139$, $gl = 1$, $p = 0.7888$) y ULT ($Chisq = 0.01$, $n = 139$, $gl = 1$, $p = 0.9559$) (FIGURA 20C-D). Todos los individuos de las especies que hacen uso de ambientes abiertos (ya sean diurnas o crepusculares/nocturnas) presentaron SST y HRT mayor que las de ambientes cerrados y, dentro de cada ambiente, no hubo diferencia entre individuos de especies diurnas y crepusculares/nocturnas para ninguno de los índices (TABLA 3). Finalmente, para el caso de especies



activas todo el día, el Modelo 2 muestra que todos los individuos pertenecientes a este grupo de especies presentaron diferencias de acuerdo al ambiente en SST ($Chisq = 24$, $n = 24$, $gl = 1$, $p = 9.61e-07$) y HRT ($Chisq = 11.01$, $n = 24$, $gl = 1$, $p = 0.0009$) pero no en CTmax ($Chisq = 0.1687$, $n = 24$, $gl = 1$, $p = 0.6813$) y ULT ($Chisq = 0.1366$, $n = 24$, $gl = 1$, $p = 0.7117$) y que los valores de SST y HRT son, al igual que para el caso de especies diurnas y crepusculares/nocturnas, mayores para las especies que hacen uso del ambiente abierto.

TABLA 3. Resultados de análisis a posteriori para comparar los límites térmicos (SST: Start Stress Temperature, HRT: Heat Regulation Temperature, CTmax: Maximum Critical Temperature y ULT: Upper Lethal Temperature) en el grupo de especies diurnas vs crepusculares/nocturnas en ambientes cerrados (bosque nativo, plantación madura de pino, parqueizado y silvopastoril) y abierto (potrero para ganadería). E = estimado (efecto de cada contraste), t = estadístico y p = p valor.

Actividad		Ambientes cerrados				Ambiente abierto			
		SST	HRT	CTmax	ULT	SST	HRT	CTmax	ULT
Diurnas vs Crepusculares/Nocturnas	E	-0.0466	-0.0430	0.0088	0.0121	0.0430	0.0072	-0.0004	-0.0029
	t	-0.943	-0.953	0.426	0.769	0.345	0.064	-0.008	-0.074
	p	0.3581	0.3531	0.6752	0.4520	0.7341	0.9495	0.9939	0.9422

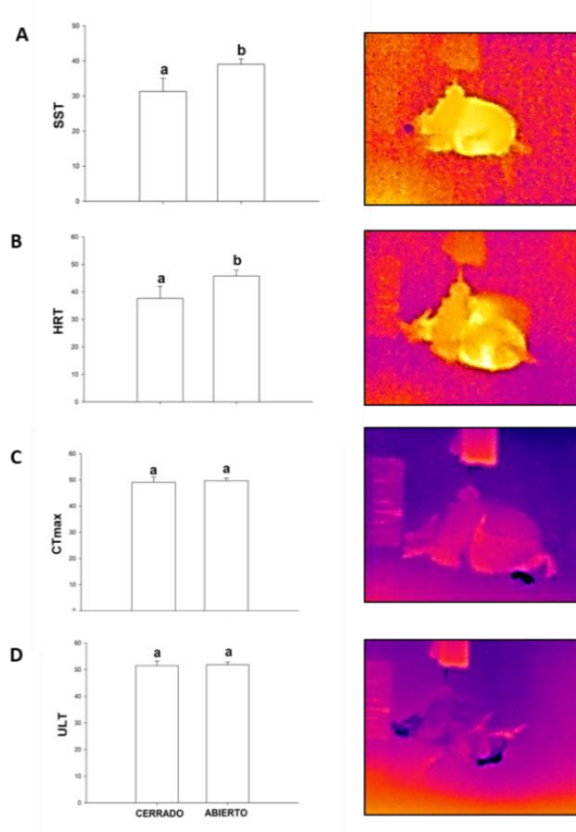


FIGURA 20. Diferencia en límites térmicos superiores entre individuos de especies que hacen uso de ambientes cerrados (bosque nativo, plantación madura de pinos, parqueizado y silvopastoril) y abiertos (potrero para ganadería) en el Bosque Atlántico del Alto Paraná, a partir de modelos lineales generalizados mixtos con comparaciones a posteriori. **A:** SST (Start Stress Temperature), **B:** HRT (Heat Regulation Temperature), **C:** CTmax (Maximum Critical Temperatura) y **D:** ULT (Upper Lethal Temperature). Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$). Los individuos de las especies de ambientes abiertos presentan mayor SST y HRT que los individuos de especies de ambientes cerrados, y no hay diferencia en CTmax y ULT.

IV.4 DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

Endotermia

Los resultados obtenidos para la endotermia fueron coherentes con la predicción planteada; especies diurnas que hacen uso de ambientes abiertos tuvieron menor endotermia que especies diurnas que hacen uso de ambientes cerrados y no hubo diferencia entre especies



crepusculares/nocturnas que hacen uso de ambientes cerrados vs abiertos. Sumado a esto, los resultados muestran que especies diurnas y crepusculares/nocturnas que hacen uso de ambientes cerrados no presentan diferencia en endotermia entre ellas, pero si entre las que hacen uso de ambientes abiertos. Esto último sugiere que en ambientes con mayor amplitud térmica, la endotermia tendría un rol importante en la actividad diaria de las especies (Bartholomew y Heinrich 1978, Verdú et al. 2004).

La menor endotermia en especies diurnas que hacen uso de ambientes abiertos permitiría a estas especies tolerar las condiciones de temperaturas altas que se dan en el día en estos ambientes. Al tener baja endotermia hay menos probabilidad de que las especies mueran por choque térmico ya que las temperaturas ambientales deberían ser anormalmente muy elevadas (~42-45 °C) (Verdú *et al.* 2006, Chown y Klok 2011). Este resultado es muy novedoso ya que en trabajos previos, realizados con coleópteros copro-necrófagos, se han evaluado las diferencias de endotermia a lo largo de un gradiente altitudinal (Verdú *et al.* 2007a), asociadas a la competencia intra e interespecífica en un mismo ambiente (Heinrich y Bartholomew 1979) y a la actividad diaria de las especies (Bartholomew y Heinrich 1978, Verdú *et al.* 2004); pero nunca asociadas al disturbio antrópico.

Termorregulación en vuelo

De acuerdo a lo esperado bajo nuestra hipótesis, y al trabajo publicado por Verdú *et al.* (2012), esperábamos que especies diurnas presentaran mecanismos activos de termorregulación y especies crepusculares/nocturnas mecanismos pasivos. Sin embargo, los resultados obtenidos no fueron los esperados ya que ninguna de las especies estudiadas, salvo los individuos de *Coprophanaeus saphirinus* que presentaron mecanismo pasivo de termorregulación, mostraron mecanismos de termorregulación evidentes.

En el caso particular de *Coprophanaeus saphirinus*, que fue la especie que presentó mayor endotermia entre las especies diurnas, el mecanismo pasivo de termorregulación que presenta (FIGURA 19A) podría explicar porqué esta especie no hace uso de ambientes abiertos. En ambientes



abiertos, como los potreros para ganadería, la temperatura ambiente puede alcanzar valores de hasta 35 °C durante el día (de acuerdo a los valores registrados en el área de estudio). Bajo estas condiciones, con su alta capacidad de generar calor (7.066 °C en promedio, **TABLA MST IV-5**), esta especie probablemente no sobreviviría porque alcanzaría rápidamente la temperatura de choque térmico, que para el grupo de estudio se encuentra entre los 42 y 45 °C (Verdú y Lobo 2008) (35 °C de temperatura ambiental + 7.1 de endotermia por ejemplo hacen 42.1 °C). Por otro lado, en ambientes que conservan la cobertura de dosel la temperatura ambiental durante el día es mas baja y puede estar activa sin enfrentarse a problemas de sobrecalentamiento.

Con respecto al resto de especies diurnas, pero con endotermia más baja (**TABLA MST IV-5**), el mecanismo encontrado (**FIGURA 19c**) podría estar asociado a su tipo de vuelo. Todas las especies diurnas con endotermia más baja que *C. saphirinus* pertenecen al género *Canthon*. Las especies de este género presentan un tipo particular de vuelo denominado *perchado* que consiste en un vuelo en zig-zag por el cuál los individuos buscan huecos por donde llegue el sol y luego se meten entre las hojas de las plantas buscando sombra (May 1976, Young 1984). Este comportamiento es similar al observado en escarabajos del desierto donde por momentos buscan el sol y por momentos buscan la sombra para mantener una temperatura corporal óptima (Edney 1971). De acuerdo a esto, el mecanismo encontrado, en el cuál se observa que los individuos calientan para despegar pero luego se enfrían, podría estar asociado a este tipo de vuelo donde sólo es necesario generar calor para comenzar el vuelo. Dentro de este género, una de las especies (*Canthon podagricus*) presenta el otro tipo de mecanismo (**FIGURA 19b**), en el cuál se observa que durante el vuelo la temperatura del tórax y del abdomen se elevan levemente. Esta especie es la única de este género que hace uso de ambientes abiertos, es la de tamaño más pequeño y la menos endoterma (0.9 °C en promedio, **TABLA MST IV-5**). En este caso en particular podría estar ocurriendo que como los individuos de esta especie hacen uso de ambientes sin cobertura de dosel, necesiten poder eliminar el poco calor que generan para mantener su vuelo en ambientes donde no hay sombra para resguardarse.

Para el caso de las especies crepusculares/nocturnas, en su mayoría pertenecientes a los géneros *Dichotomius* y *Deltochilum*, el mecanismo general encontrado (**FIGURA 19c**) también podría estar asociado a su forma de vuelo. A diferencia de las especies del género *Canthon*, las cuáles



vuelas con sus élitro cerrados (Verdú y Lobo 2008), las especies del género *Dichotomius* y *Deltochilum* vuelan con sus élitro completamente abiertos (Verdú y Lobo 2008, Giménez Gómez observaciones personales). En el grupo de coleópteros copro-necrófagos se ha visto que la apertura de los élitros en coordinación con el batido de las alas membranosas favorece el enfriamiento por convección (Halfpter y Mathews 1966, Verdú *et al.* 2004). Entonces el mecanismo encontrado, pendiente de la temperatura del tórax y abdomen negativa, podría estar asociado a que los individuos de las especies de estos géneros necesiten generar calor para despegar pero luego, durante el vuelo, pierden el calor por la forma en la que vuelan. En general, a partir de los resultados de los experimentos de termorregulación en vuelo, se puede sugerir que las especies de coleópteros copro-necrófagos del Bosque Atlántico del Alto Paraná no experimentan mecanismos de termorregulación eficaces, probablemente porque no los necesitan al vivir en ambientes con temperatura ambiental estable.

Límites térmicos superiores

Los resultados obtenidos para los límites térmicos superiores (SST: Start Stress Temperature, HRT: Heat Regulation Temperature, C_{tmax}: Maximum Critical Temperature y ULT: Upper Lethal Temperature) en parte apoyan los resultados esperados. Para el caso de las especies diurnas se esperaba que aquellas especies capaces de hacer uso de ambientes abiertos tuvieran límites térmicos más altos que aquellas que sólo hacen uso de ambientes cerrados, y para el caso de especies con actividad crepuscular/nocturna no se esperan diferencias, independientemente del ambiente del cuál hicieran uso. Para el caso del C_{tmax} y ULT no hubo diferencia entre ningún grupo de especies (diurnas, crepusculares/nocturnas y activas todo el día) al comparar entre ambientes, mientras que si lo hubo para SST y HRT. Estos resultados obtenidos concuerdan con trabajos previos que muestran que si bien el C_{tmax} y ULT son relevantes para conocer los límites extremos superiores de temperatura de una especie (Lighton y Turner 2004, Folk *et al.* 2007, Kovac *et al.* 2014), no son útiles para predecir patrones de respuesta ya que tienden a conservar los valores para todas las especies dentro de un mismo grupo (Hamilton 1973, Addo-Bediako *et al.* 2000, Klok *et al.* 2004). Esto último podría estar asociado, principalmente, a que sobre valores de temperatura



corporal de 50 °C se produce la desnaturalización completa de las proteínas (Christian y Morton 1992, Wu *et al.* 2002) y por lo tanto temperaturas corporales por encima de estos valores provocan el mismo daño sobre todas las especies. Si bien en estudios previos, con insectos voladores, se ha observado que el CTmax varía entre 45-47 °C (May 1976, 1978, Heinrich 1993, Chown y Nicholson 2004, Verdú y Lobo 2008) y el ULT entre 50-53 °C (Christian y Morton 1992, Wu *et al.* 2002, Verdú y Lobo 2008); en este trabajo el valor promedio para el CTmax fue de 49 °C y el del ULT fue de 52 °C.

Al contrario de estas dos variables fisiológicas (CTmax y ULT), se sugiere que SST y HRT si son temperaturas útiles para predecir patrones de respuesta. Todas las especies que hacen uso de ambientes abiertos presentaron valores de SST y HRT más altos que las especies restringidas a ambientes cerrados. Tanto para especies que sólo hacen uso de ambientes abiertos (*Canthon podagricus*, *Dichotomius nesus*, *Ontherus sulcator* y *Onthophagus aff. buculus*) como para algunas que pueden hacer uso tanto de ambientes cerrados como abiertos (*Coprophanaeus cyanescens* y *Eutrichillum hirsutum*), los valores medios de SST y HRT fueron cercanos a 38 °C y 44 °C, respectivamente. La similitud en los valores de SST y HRT entre todas las especies analizadas que hacen uso de ambientes abiertos podría deberse a una restricción filogenética, en caso de que dichas especies tuviesen un parentesco relativamente cercano. Sin embargo, si comparamos especies que hacen uso de ambientes cerrados vs abiertos, pertenecientes todas a un mismo género (e.g., *Dichotomius mormon* vs *Dichotomius nesus*, respectivamente), se observa que las primeras presentan valores menores de SST y HRT (TABLA MST IV-8). Este patrón es consistente en al menos cuatro géneros (*Dichotomius*, *Coprophanaeus*, *Canthon* y *Onthophagus*) que incluyen especies de ambos tipos de ambiente. De acuerdo a este patrón, los resultados no estarían explicados por una señal filogenética. En cambio los valores elevados de SST y HRT podrían ser considerados como una respuesta al disturbio en aquellas especies que hacen uso de ambientes abiertos.

Para el caso de especies diurnas y activas todo el día que hacen uso de ambientes abiertos es comprensible que sus valores de SST y HRT sean elevados porque durante el día están sometidas a temperaturas ambientales más elevadas que las que hacen uso de ambientes cerrados (27 °C cerrados vs. 35 °C abierto, temperatura máxima). Pero durante el crepúsculo/noche resulta curioso que las especies que pueden hacer uso de ambientes abiertos presenten valores de SST y HRT



similares a las diurnas y mayores a las especies crepusculares/nocturnas que hacen uso de ambientes cerrados dado que las temperaturas ambientales entre estos ambientes durante la noche no difieren como en el día (15 °C cerrado vs. 14 °C abierto, temperatura mínima). Por un lado este resultado podría estar asociado a que la temperatura del suelo tiende a mantenerse más constante que la ambiental a lo largo del día (Morecroft *et al.* 1998). Como todas las especies crepusculares/nocturnas que hacen uso de ambientes abiertos evaluadas en esta tesis nidifican en el suelo, dependen de la temperatura del suelo; si la misma se mantiene elevada durante la noche (al menos más elevada que la ambiental) entonces la respuesta podría estar asociada a que estas especies necesitan valores más altos en estos límites para tolerar esas temperaturas. En esta tesis no se midió la temperatura del suelo, pero resulta indispensable tenerla en cuenta en futuros trabajos porque gran parte de las especies de coleópteros copro-necrófagos hacen sus cuevas y nidifican en el suelo y por lo tanto podría ayudar a explicar los patrones fisiológicos hasta mejor, en algunos casos, que la ambiental. Por otro lado, el resultado del valor elevado de estos límites térmicos podría estar asociado a que los mismos se encuentran determinados por las temperaturas diurnas, a pesar de los hábitos crepusculares/nocturnos, y por eso no difieren de los observados para especies diurnas. La temperatura durante la noche tendría un mayor efecto sobre los límites térmicos inferiores. Frente a esto, sería importante estimar los límites térmicos inferiores para dar mayor detalle de la respuesta de las especies que tienen hábitos crepusculares/nocturnos y ver como estos límites responden entre grupos de especies con diferente actividad diaria.

Patrones fisiológicos generales asociados al disturbio antrópico

De acuerdo a los resultados discutidos de endotermia, termorregulación y límites térmicos superiores se sugieren algunos patrones generales:

- ***Para especies diurnas***

- a) Individuos de especies de bosque nativo que pueden hacer uso de ambientes disturbados cerrados, pero no de ambientes abiertos, como los de la especie *Coprophanaeus saphirinus*, presentan endotermia alta, termorregulación pasiva y tienen SST, HRT bajas.



- b) Individuos de especies de bosque nativo y ambientes disturbados cerrados que en algún momento pueden hacer uso de ambientes abiertos, como los de las especies *Canthon conformis* y *C. quinquemaculatus*, presentan endotermia intermedia, termorregulación no eficaz y tienen SST, HRT bajas.
- c) Individuos de especies que sólo hacen uso de ambientes abiertos, como los de la especie *Canthon podagricus*, presentan baja endotermia, termorregulación levemente activa pero no evidente y tienen SST, HRT altos.
- **Para especies crepusculares/nocturnas:**
 - a) Individuos de especies de bosque nativo que pueden hacer uso de ambientes disturbados cerrados, pero no de ambientes abiertos, como los de la especie *Deltochillum morbillosum*, presentan endotermia alta, termorregulación no eficaz y tienen SST, HRT bajas.
 - b) Individuos de especies de bosque nativo y ambientes disturbados cerrados que en algún momento pueden hacer uso de ambientes abiertos, como los de las especies *Eutrichillum hirsutum* y *Coprophanaeus cyanescens*; e individuos de especies que sólo hacen uso de ambientes abiertos, como los de la especie *Dichotomius nesus*, presentan endotermia alta, termorregulación no eficaz y tienen SST, HRT altas.
- **Para especies activas todo el día:**
 - a) Individuos de especies que sólo hacen uso de ambientes cerrados, como los de las especies *Eurysternus caribaeus* y *Onthophagus tristis*, presentan endotermia intermedia y SST, HRT bajas.
 - b) Individuos de especies que sólo hacen uso de ambientes abiertos, como los de la especie *Onthophagus aff. buculus*, presentan endotermia intermedia y SST, HRT altas.

A pesar de que no todas las variables fisiológicas evaluadas explican por igual los patrones observados en la naturaleza, el conocimiento de las mismas es crucial para evaluar la potencia ecológica de cada una de las especies. Esto se debe a que una pequeña variación en la sensibilidad térmica de un individuo, determinada por el impacto del cambio de temperatura ambiental, puede afectar su rendimiento y uso de energía (Kovac *et al.* 2014). Es importante tener en cuenta que pueden existir otros mecanismos asociados con el uso de ambientes disturbados por parte de



especies de coleópteros copro-necrófagos. Por ejemplo, los individuos de las especies que sólo se encuentran en el ambiente natural (*Canthon smaragdulus*, *Chalcocopris hesperus*, *Deltochilum brasiliensis* Castelnau, *Deltochilum furcatum* Castelnau y *Onthophagus catharinensis*) no difieren significativamente del resto de individuos de especies que hacen uso de ambientes cerrados en endotermia, termorregulación y límites térmicos superiores; por lo tanto probablemente sean otros mecanismos, como el patrón de nidificación y/o preferencia de recursos los que estén impidiendo su capacidad de hacer uso de ambientes disturbados (tanto cerrados como abiertos). En todos los casos es importante intentar evaluar la mayor cantidad de mecanismos para dar una mejor explicación sobre los patrones observados.

Conclusión

Una gran cantidad de estudios, incluido los realizados en esta tesis (Capítulo III y V), han observado una marcada reducción en la diversidad de especies en ambientes que han perdido la cobertura de dosel (ambientes abiertos como potreros, áreas de cultivo, etc.), con respecto al ambiente natural (bosque nativo) (Nichols *et al.* 2007, Campos y Hernández 2015, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017). Por otro lado, estudios realizados en otros usos de la tierra, incluyendo los utilizados en esta tesis (Capítulo III y V), que conservan la cobertura de dosel, se ha visto que son capaces de mantener la diversidad del bosque nativo (Nichols *et al.* 2007, Filgueiras *et al.* 2015, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017). Si bien algunos autores han propuesto que los mecanismos fisiológicos de las especies podrían explicar estos patrones (Nichols *et al.* 2007, Giménez Gómez *et al.* 2018a, Piccini *et al.* 2018), hasta el momento no habían sido evaluado. Este estudio proporciona, por primera vez, algunos de los mecanismos fisiológicos por los cuáles las especies de coleópteros copro-necrófagos pueden estar respondiendo al disturbio. Dada la sensibilidad de todos los organismos a los cambios ambientales (radiación de calor, intensidad de luz, temperatura ambiental y del suelo) (Halffter *et al.* 1992, Halffter y Favila 1993, Sowig 1995, Davis *et al.* 2002, Spector 2006, Nichols *et al.* 2007, Hernández y Vaz-de-Mello 2009, Almeida *et al.* 2011, Bicknell *et al.* 2014, Alves *et al.* 2018, Nunes *et al.* 2018), este enfoque mecanístico permite predecir y mitigar de manera más eficiente los impactos antrópicos sobre la biodiversidad. Ante el fenómeno de calentamiento global, el



conocimiento de parámetros fisiológicos de las especies es esencial para predecir la respuesta de los individuos a las nuevas condiciones ambientales (Spicer y Gaston 1999, Addo-Bediako *et al.* 2000, Kovac *et al.* 2014), sobre todo de aquellos asociados a temperaturas altas. De acuerdo a los resultados obtenidos y a los patrones de respuesta propuestos en este capítulo para cada grupo de especies, principalmente la variación en la endotemia y en SST y HRT pueden ser considerados como mecanismos de respuesta al disturbio, sobre todo en el grupo de especies diurnas. A pesar de que los resultados conllevan a proponer a estos mecanismos como los principales mecanismos de respuesta al disturbio antrópico, aún queda realizar más estudios en eco-fisiología y otros grupos de mecanismos (ecológicos, etológicos) que refuercen y complementen este resultado.



IV.5 MATERIAL SUPLEMENTARIO

Metodología

- **METODOLOGÍA MSM IV-1: RESPIROMETRÍA DE TERMOLÍMITE**

El sistema de termolímite se encuentra formado por una placa térmica (placa térmica “Planctonic” rectangular, con una estabilidad de 70.5 °C; J.P. Selecta, Barcelona, España) cuya temperatura aumenta 1.5 °C min⁻¹, comenzando desde 25 °C (temperatura a la cual los individuos se mantienen activos sin estrés; ver Vannier 1994). Los coleópteros copro-necrófagos fueron colocados dentro de una cámara de metacrilato (cámara de respirometría) suspendidos desde el pronoto con un alfiler con silicona. La tasa de incremento de temperatura dentro de la cámara fue de 0.3-0.5 °C min⁻¹ lo que asegura una determinación de variables fisiológicas de respuesta muy fiables. En todos los casos fueron utilizados guantes para manipular a cada individuo y así evitar disturbio en las mediciones posteriores. La construcción, tamaño y forma de las cámaras de respirometría fueron pensados en base al tamaño de las especies de coleópteros copro-necrófagos con las que se iba a trabajar: se utilizó una cámara grande para especies > 6 mm (**FIGURA MSF IV-1A**) y una cámara pequeña para especies ≤ 6 mm (**FIGURA MSF IV-1B**). Las cámaras de respirometría son totalmente herméticas, para evitar la entrada y salida de cualquier gas. Dentro de cada cámara fue colocado un sensor de temperatura conectado a un termómetro digital (FLUKE 52) que era necesario para controlar la temperatura de inicio del experimento. La cámara más pequeña fue colocada a 15 cm sobre la placa térmica y la cámara grande fue colocada sobre una placa de aluminio y ésta sobre la placa térmica (2 cm); la placa de aluminio era necesaria para evitar que la cámara de respirometría entrara en contacto directo con la placa térmica (**FIGURA MSF IV-1**). Un individuo modelo fue colocado junto al individuo vivo en cada experimento. Los individuos modelos son ejemplares de las especies estudio desecados durante al menos 48 h a 80 °C (Armbruster y Berg 1994, Kovac *et al.* 2010). En frente de la placa térmica se colocó una termocámara (Termocámara infrarroja FLIR, modelo P620, con resolución de 640 x 480 píxeles, un rango espectral de 7.5-13 mm y una sensibilidad térmica de 0.06 °C a 30 °C) conectada a una computadora. Todos los datos, tanto del individuo modelo como del vivo, fueron obtenidos a partir de secuencias de videos



termográficas y todos los datos extraídos fueron corregidos por la emisividad de cada especie y por el efecto de la lámina de polipropileno de 8 μm que encierra la cámara de respirometría. Se utilizó polipropileno ya que es un polímero plástico que es transparente a la radiación infrarroja pero asimismo es impermeable al CO_2 . Para la corrección de la emisividad de cada especie se siguió el protocolo de Verdú *et al.* (2012) y Gallego *et al.* (2016) tal cuál fue explicado para termorregulación. Para corregir el efecto de la lámina de polipropileno, se colocó un trozo de cinta aislante negra en la pared trasera de la cámara de respirometría y la lámina cubriendo solo la mitad de la parte delantera. Luego, se calentó la placa y al procesar el video se colocó un punto a cada lado de la cinta aislante, con y sin lámina. Con esos datos se realizó una regresión lineal y se obtuvo la ecuación que nos permitía corregir la pequeña parte de radiación infrarroja que el propileno no dejaba pasar:

$$y = 1.2678x - 5.8994 \text{ Cámara de respirometría grande}$$

$$y = 1.1821x - 4.1989 \text{ Cámara de respirometría pequeña}$$

la x en la ecuación representa cada valor de temperatura. Con estas dos correcciones, emisividad de cada especie y de la lámina, los valores de temperaturas quedaron corregidos.

El sistema de respirometría se encuentra formado por una bomba de gas (Qubit systeme, Q-P103) desde la cual el aire es expulsado hacia el sistema. El aire expulsado pasa por un controlador de flujo de aire (G 265, 2000 ml/min) que regula la tasa de flujo del aire que entrará al sistema mediante el uso del software Expedata (Sable System International). Para los experimentos de esta tesis, se utilizaron diferentes tasas de flujo dependiendo del tamaño de los individuos: 50 o 75 ml min^{-1} para los individuos pequeños ($\leq 6\text{mm}$) (cámara pequeña) y 150 ml min^{-1} para los individuos grandes ($> 6\text{mm}$) (cámara grande). Luego de esto, el aire pasa a través de un cilindro de policarbonato relleno con drierita y ascarita; la drierita es un desecante utilizado para capturar el agua y la ascarita es una marca tradicional de absorbente de CO_2 . El pasaje del aire por este cilindro es imprescindible para que el registro final de CO_2 y H_2O esté vinculado únicamente a la respiración del insecto. De aquí el aire pasa hacia un analizador de vapor de agua (RH-300 Sable System International) que mide el porcentaje de humedad relativa y la presión de vapor de agua del aire antes de que ingrese a la cámara; esto permite corroborar que el aire que ingrese a la cámara tenga valores nulos de agua. A continuación, el aire pasa a un sistema de base de control (BL-2 Sable



System International) y desde allí el aire continúa hacia la cámara de respirometría. Finalmente, el aire deja la cámara de respirometría y retorna al sistema de base de control para dirigirse hacia el analizador de $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ (LICOR LI-7000). Desde el analizador el aire vuelve al sistema de base de control. El sistema de base de control permite medir automáticamente la concentración de gas del aire que ingresa al sistema, lo cual es monitoreado por una interface de adquisición de datos (UI2 - Sable System International) que puede medir temperatura, voltaje o resistencia. Esta interface se encuentra conectada a una computadora y se utilizó, como se indicó anteriormente, el software de adquisición de datos específico llamado Expedata. En la **FIGURA MSF IV-2** se muestra en forma esquemática todo el circuito que sigue el gas hasta ser registrado finalmente.



Figuras

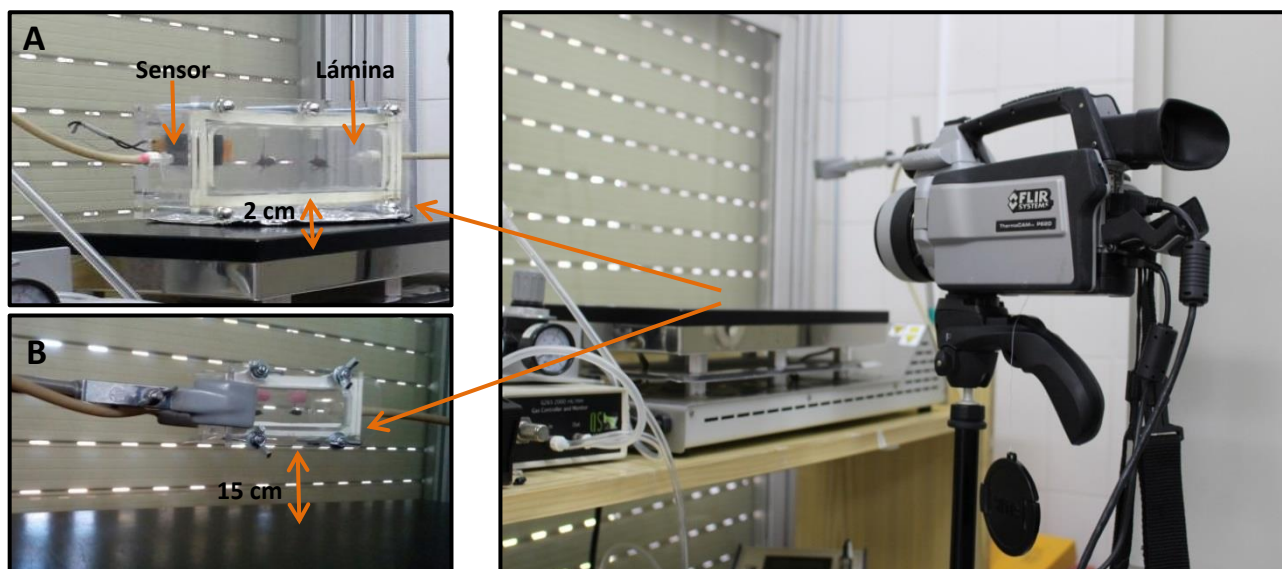


FIGURA MSF IV-1. Sistema de termolímite que consiste en una placa térmica, cámara de respirometría y una termocámara. El experimento comienza a 25 °C y la placa aumenta 1.5 °C min⁻¹. Con líneas naranjas se han marcado detalles importantes como son: la posición del sensor de temperatura, sitio donde se colocó la lámina que deja hermético el sistema y la distancia a la cual se coloca la cámara pequeña con respecto a la placa térmica. De acuerdo al tamaño de las especies, los individuos fueron colocados en una cámara grande (A) o en una cámara pequeña (B). Para más detalle, dirigirse al texto.

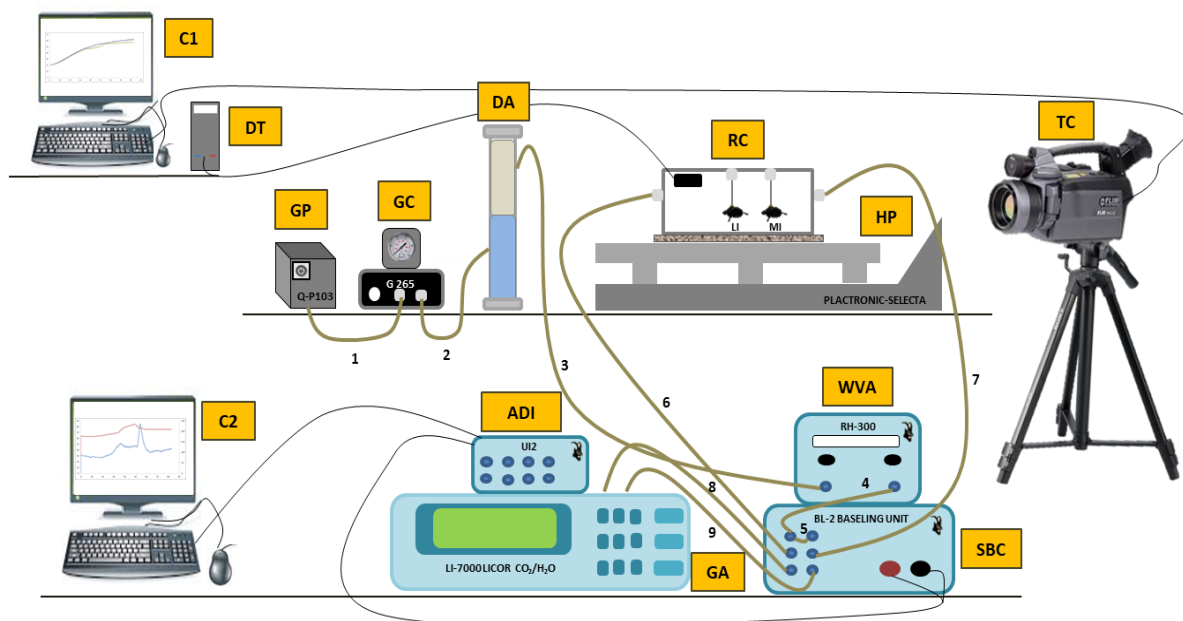


FIGURA MSF IV-2. Esquema representativo del sistema de termolímite-respirometría, simplificado y no a escala, en coleópteros copro-necrófagos del Bosque Atlántico del Alto Paraná. Las líneas gruesas representan el flujo de gas y las finas la electricidad. Los números indican la dirección del gas. Los cuadrados amarillos los equipos utilizados en el sistemas, desde la izquierda a la derecha y de arriba hacia abajo: C1: computadora asociada al sistema de termolímite, TD: termómetro digital, BG: bomba de gas, CFG: controlador de flujo de gas, DA: columna de drierita y ascarita, CR: cámara de respirometría, PT: placa térmica, TC: termocámara, C2: computadora asociada al sistema de respirometría, ID: interfase de datos, AG: analizador de gases, WVA: analizador de vapor de agua y SBC: sistema de base de control. Para mayor detalle dirigirse al texto.



Tablas

TABLA MST IV-1. Valor de emisividad de la cutícula de cada especie a diferentes temperaturas (50-80 °C) y utilizando cutícula fresca de cada especie. Para tomar las medidas se utilizó como referencia cinta aislante negra, cuya emisividad es conocida ($\epsilon = 0.95$) siguiendo el protocolo de Verdú et al. (2012) y Gallego et al. (2016). La última columna muestra el promedio de la emisividad para cada especie que fue utilizado para la corrección.

ESPECIE	50 °C	60 °C	70 °C	80 °C	PROMEDIO
<i>Canthon conformis</i>	0.95	0.94	0.95	0.94	0.95
<i>Canthon histrio</i>	0.94	0.94	0.94	0.95	0.94
<i>Canthon podagricus</i>	0.95	0.94	0.95	0.94	0.95
<i>Canthon quinquemaculatus</i>	0.94	0.94	0.94	0.95	0.94
<i>Canthon smaragdulus</i>	0.95	0.95	0.94	0.94	0.95
<i>Chalcocopris hesperus</i>	0.94	0.95	0.95	0.95	0.95
<i>Coprophanaeus cyanescens</i>	0.93	0.93	0.92	0.92	0.93
<i>Coprophanaeus saphirinus</i>	0.94	0.94	0.95	0.94	0.94
<i>Deltochilum brasiliensis</i>	0.93	0.94	0.94	0.94	0.94
<i>Deltochilum furcatum</i>	0.89	0.89	0.89	0.91	0.90
<i>Deltochilum aff. komareki</i>	0.93	0.94	0.94	0.94	0.94
<i>Deltochilum morbiliosum</i>	0.93	0.94	0.94	0.94	0.94
<i>Dichotomius carbonarius</i>	0.9	0.89	0.89	0.9	0.90
<i>Dichotomius mormon</i>	0.93	0.93	0.92	0.91	0.92
<i>Dichotomius nesus</i>	0.93	0.93	0.92	0.91	0.92
<i>Dichotomius sericeus</i>	0.92	0.93	0.93	0.92	0.93
<i>Eurysternus caribaeus</i>	0.97	0.97	0.97	0.98	0.97
<i>Eurysternus parallelus</i>	0.98	0.98	0.98	0.98	0.98
<i>Eutrichilum hirsutum</i>	0.95	0.95	0.94	0.94	0.95
<i>Ontherus sulcator</i>	0.93	0.94	0.93	0.93	0.93
<i>Onthophagus aff. bucus</i>	0.95	0.95	0.94	0.94	0.95
<i>Onthophagus catharinensis</i>	0.95	0.95	0.94	0.94	0.95
<i>Onthophagus tristis</i>	0.95	0.95	0.94	0.94	0.95
<i>Scybalocanthon nigriceps</i>	0.93	0.94	0.94	0.94	0.94



TABLA MST IV-2. Especies de coleópteros copro-necrófagos del Bosque Atlántico del Alto Paraná seleccionadas a partir del muestreo de diversidad trófica y de diversidad taxonómica. Se muestran los ambientes donde cayó cada una de las especies seleccionadas: BN (bosque nativo), PP (plantación madura de pinos), PZ (parquizado), SP (silvopastoril) y PG (potrero para ganadería). En negrita se resaltan las especies que sólo cayeron en un ambiente específico y el ambiente donde cayeron.

ESPECIE	BN	PP	PZ	SP	PG
<i>Canthon conformis</i>	X	X	X	X	X
<i>Canthon histrio</i>		X	X	X	
<i>Canthon podagricus</i>					X
<i>Canthon quinquemaculatus</i>	X	X	X	X	X
<i>Canthon smaragdulus</i>	X				
<i>Chalcocopris hesperus</i>	X				
<i>Coprophanaeus cyanescens</i>	X	X	X	X	X
<i>Coprophanaeus saphirinus</i>	X	X	X	X	
<i>Deltochilum brasiliensis</i>	X				
<i>Deltochilum furcatum</i>	X				
<i>Deltochilum aff. komareki</i>	X	X	X	X	X
<i>Deltochilum morbillosum</i>	X	X			
<i>Dichotomius carbonarius</i>			X	X	
<i>Dichotomius mormon</i>				X	
<i>Dichotomius nissus</i>					X
<i>Dichotomius sericeus</i>	X	X	X	X	X
<i>Eurysternus caribaeus</i>	X	X	X	X	
<i>Eurysternus parallelus</i>	X	X	X	X	
<i>Eutrichilum hirsutum</i>		X		X	X
<i>Ontherus sulcator</i>					X
<i>Onthophagus aff. buculus</i>					X
<i>Onthophagus catharinensis</i>	X				
<i>Onthophagus tristis</i>	X	X			
<i>Scybalocanthus nigriceps</i>	X				



TABLA MST IV-3. Resultado del muestreo de actividad diaria de las especies de coleópteros copro-necrófagos del Bosque Atlántico del Alto Paraná. En la tabla se observa el número de individuos de cada especie que cayeron en cada periodo muestreado (P1, P2, P3, P4, P5), la suma del total de cada especie que cayó de día (juntando P1, P2 y P3) y el total que cayó de noche (juntando P3 y P4), el total general de todo el muestreo para cada especie y finalmente los porcentajes de individuos que cayeron en el día y en el crepúsculo/noche para cada especie. Las especies en negrita son las especies cuya actividad pudo definirse en base a este muestreo a partir del criterio de que más del 75% de los individuos cayeron en alguno de los periodos, ya sean diurnos o nocturnos.

	P1	P2	P3	P4	P5	TOTAL DÍA	TOTAL CREP- NOCHE	TOTAL GENERAL	% DIURNO	%NOCTURNO
<i>Canthidium</i> sp.	1	2	2	1	0	5	1	6	0.83	0.17
<i>Canthon conformis</i>	2	29	58	15	0	89	15	104	0.85	0.15
<i>Canthon histrio</i>	0	11	10	1	0	21	1	22	0.95	0.05
<i>Canthon podagricus</i>	4	2	3	6	0	9	6	15	0.6	0.4
<i>Canthon quinquemaculatus</i>	33	677	454	95	0	1164	95	1259	0.92	0.08
<i>Chalcocopris hesperus</i>	7	0	0	0	0	7	0	7	1	0
<i>Coprophanaeus cyanescens</i>	0	0	2	12	13	2	25	27	0.07	0.93
<i>Coprophanaeus saphirinus</i>	1	10	47	24	1	58	25	83	0.7	0.3
<i>Deltochilum brasiliense</i>	0	0	1	0	1	1	1	2	0.5	0.5
<i>Deltochilum furcatum</i>	0	0	0	19	0	0	19	19	0	1
<i>Deltochilum</i> aff. <i>komareki</i>	0	4	0	146	20	4	166	170	0.02	0.98
<i>Deltochilum morbillosum</i>	0	0	1	1	0	1	1	2	0.5	0.5
<i>Dichotomius mormon</i>	0	0	2	13	2	2	15	17	0.12	0.88
<i>Dichotomius nesus</i>	0	0	0	9	0	0	9	9	0	1
<i>Dichotomius sericeus</i>	3	7	8	233	26	18	259	277	0.06	0.94
<i>Eurysternus caribaeus</i>	3	1	19	40	4	23	44	67	0.34	0.66
<i>Eurysternus parallelus</i>	2	49	104	10	3	155	13	168	0.92	0.08
<i>Ontherus sulcator</i>	0	0	0	3	0	0	3	3	0	1
<i>Onthopagus catherinensis</i>	5	12	7	70	22	24	92	116	0.21	0.79
<i>Onthopagus tristis</i>	0	0	2	4	2	2	6	8	0.25	0.75
<i>Scybalocanthus nigriceps</i>	1	1	2	0	0	4	0	4	1	0
Total general	62	805	722	704	94	1589	798	2387		



TABLA MST IV-4. Actividad diaria de las especies de coleópteros copro-necrófagos del Bosque Atlántico del Alto Paraná. En la columna de selección fue colocado 1 si la actividad fue definida en base al muestreo de actividad diaria y 2 si la actividad fue definida en base a bibliografía y observaciones personales. En el caso de esta última opción, en la última columna se especifica de donde fue estimada la actividad. También se ha agrado, en base a los resultados del muestreo de actividad diaria y de nicho trófico, el tipo de ambiente donde puede estar activa cada especie. Crep-Noc hace referencia a las crepusculares-nocturnas.

ESPECIE	SELECCIÓN	AMBIENTE	ACTIVIDAD	BIBLIOGRAFÍA U OBSERVACIÓN PERSONAL
<i>Canthon conformis</i>	1	Cerrado	Diurna	-
<i>Canthon histrio</i>	1	Cerrado	Diurna	-
<i>Canthon podagricus</i>	2	Abierto	Diurna	Hernández 2002
<i>Canthon quinque maculatus</i>	1	Cerrado	Diurna	-
<i>Canthon smaragdulus</i>	2	Cerrado	Diurna	Hernández 2002
<i>Chalcocopris hesperus</i>	1	Cerrado	Diurna	-
<i>Coprophanaeus cyanescens</i>	1	Cerrado	Crep-Noc	-
<i>Coprophanaeus saphirinus</i>	2	Cerrado	Diurna	Hernández 2002
<i>Deltochilum brasiliensis</i>	2	Cerrado	Diurna	Hernández 2002
<i>Deltochilum furcatum</i>	1	Cerrado	Crep-Noc	-
<i>Deltochilum aff. komareki</i>	1	Cerrado	Crep-Noc	-
<i>Deltochilum morbiliosum</i>	2	Cerrado	Crep-Noc	Hernández <i>et al.</i> 2011
<i>Dichotomius carbonarius</i>	2	Cerrado	Crep-Noc	Hernández <i>et al.</i> 2011
<i>Dichotomius mormon</i>	1	Cerrado	Crep-Noc	-
<i>Dichotomius nisus</i>	1	Abierto	Crep-Noc	-
<i>Dichotomius sericeus</i>	1	Cerrado	Crep-Noc	-
<i>Eurysternus caribaeus</i>	2	Cerrado	Todo el día	Lopes <i>et al.</i> 2011
<i>Eurysternus parallelus</i>	1	Cerrado	Diurna	-
<i>Eutrichilum hirsutum</i>	2	Cerrado	Crep-Noc	Observación personal* ¹
<i>Ontherus sulcator</i>	1	Cerrado	Crep-Noc	-
<i>Onthophagus aff. buculus</i>	2	Abierto	Todo el día	Lopes <i>et al.</i> 2011
<i>Onthophagus catharinensis</i>	1	Cerrado	Crep-Noc	-* ²
<i>Onthophagus tristis</i>	2	Cerrado	Todo el día	Observación personal* ³
<i>Scybalocanthon nigriceps</i>	1	Cerrado	Diurna	-

*¹ *Eutrichilum hirsutum* si bien no cayó en las trampas del muestreo de actividad diaria, durante el muestreo fue observado activo sobre el estiércol de vaca durante el periodo 5 y no así en los periodos diurnos.

*² *Onthophagus catharinensis* ha sido considerada como una especie crepusculares/nocturna de acuerdo a nuestro criterio de selección, apoyado por las observaciones a campo en las cuáles no se lo ha visto activo de día. Sin embargo en otros trabajos, realizados en el Bosque Atlántico de Brasil se la ha considerado activa todo el día (Lopes *et al.* 2011).



*³ *Onthophagus tristis* de acuerdo al criterio de selección no se puede definir si es diurno o crepusculares/nocturno. Sin embargo, a pesar de que parece más activo durante los periodos nocturnos, durante los muestreos a campo se lo ha visto muy activo durante el día también. Es por esto, que de acuerdo a los resultados del muestreo de actividad diaria y a las observaciones personales a campo se lo ha considerado como activo todo el día.



TABLA MST IV-5. Resultados de endotermia para especies de coleópteros copro-necrófagos del Bosque Atlántico del Alto Paraná. En la tabla se detalla: la metodología utilizada para estimar la endotermia de acuerdo a la Figura 5, el número de individuos (N) utilizados por especie para el experimento, el peso promedio y la endotermia promedio.

ESPECIES	METODOLOGÍA	N	PESO (GR)	ENDOTERMIA
<i>Canthon conformis</i>	A	13	0.039	3.652
<i>Canthon histrio</i>	A	8	0.157	3.621
<i>Canthon podagricus</i>	A	10	0.027	0.904
<i>Canthon quinquemaculatus</i>	A	10	0.17	2.239
<i>Canthon smaragdulus</i>	A	11	0.106	3.494
<i>Chalcocopris hesperus</i>	B	8	0.325	1.452
<i>Coprophanaeus cyanescens</i>	A	6	1.599	8.829
<i>Coprophanaeus saphirinus</i>	A	15	0.364	7.066
<i>Deltochilum brasiliensis</i>	A	11	0.997	2.643
<i>Deltochilum furcatum</i>	A	8	0.689	4.029
<i>Deltochilum aff. komareki</i>	A	10	0.247	1.942
<i>Deltochilum morbillosum</i>	A	11	0.219	2.543
<i>Dichotomius carbonarius</i>	A	12	0.507	3.856
<i>Dichotomius mormon</i>	A	13	1.055	4.589
<i>Dichotomius nesus</i>	A	13	0.537	5.169
<i>Dichotomius sericeus</i>	A	9	0.353	2.487
<i>Eurysternus caribaeus</i>	B	10	0.299	2.644
<i>Eurysternus parallelus</i>	B	10	0.141	1.538
<i>Eutrichillum hirsutum</i>	B	5	0.007	1.562
<i>Ontherus sulcator</i>	A	7	0.315	1.972
<i>Onthophagus aff. buculus</i>	B	5	0.027	3.301
<i>Onthophagus catharinensis</i>	B	6	0.026	1.537
<i>Onthophagus tristis</i>	B	9	0.042	1.778
<i>Scybalocanthus nigriceps</i>	B	7	0.083	2.467

TABLA MST IV-6. Resultados de termorregulación en vuelo para especies de coleópteros copro-necrófagos del Bosque Atlántico del Alto Paraná. En la tabla se observa: número de individuos (n) utilizado por especie, peso promedio, promedio para la pendiente de la temperatura del tórax ($T_{\text{tórax}}$), promedio para la pendiente de la temperatura del abdomen (T_{abdomen}), pendiente de la temperatura del ambiente (T_{ambiente}), la diferencia entre la pendiente de la $T_{\text{tórax}}-T_{\text{abdomen}}$ y la diferencia entre la pendiente de la $T_{\text{abdomen}}-T_{\text{ambiente}}$. Finalmente la última columna hace referencias al mecanismo de termorregulación encontrado: MP (mecanismos pasivo) o MNE (mecanismo no evidente).

ESPECIES	n	PESO PROMEDIO (GR)	PROMEDIO	PROMEDIO	PROMEDIO	DIFERENCIA DE PENDIENTES		DIFERENCIA DE PENDIENTES		TERMORREGULACIÓN
			PENDIENTE DE LA	PENDIENTE DE LA	PENDIENTE DE LA	T _{tórax} -T _{abdomen}		T _{abdomen} -T _{ambiente}		
			T _{tórax}	T _{abdomen}	T _{ambiente}	H	p	H	p	
<i>Canthon conformis</i>	3	0.040	-0.0058	-0.0087	0.0008	0.4	0.5049	2.1	0.1438	MNE
<i>Canthon histrio</i>	8	0.170	-0.0051	0.0034	0.00001	2.1	0.1506	3	0.0819	MNE
<i>Canthon podagricus</i>	7	0.147	0.0009	0.0018	0.0001	2.5	0.1304	2.5	0.1304	MNE
<i>Canthon quinquemaculatus</i>	9	0.028	-0.0063	-0.0036	-0.0001	0.1	0.7926	0.2	0.6222	MNE
<i>Canthon smaragdulus</i>	8	0.156	-0.0025	-0.0034	0.0004	2.8e ⁻³	0.9807	0.03	0.8561	MNE
<i>Coprophanaeus cyanescens</i>	6	1.713	0.0048	0.0127	0.0017	0.1	0.7835	0.1	0.7565	MNE
<i>Coprophanaeus saphirinus</i>	14	0.423	0.0026	-0.0049	0.0013	4.5	0.0345	3.5	0.0595	MP
<i>Deltochilum brasiliensis</i>	8	1.008	-0.0027	-0.0008	-0.0005	0.04	0.8775	0.4	0.5546	MNE
<i>Deltochilum furcatum</i>	3	0.663	0.0104	-0.0022	0.0013	2.3	0.2000	0.4	0.7000	MNE
<i>Deltochilum</i> aff. <i>komareki</i>	5	0.232	0.0021	-0.0020	0.0006	0.3	0.6905	1.3	0.3095	MNE
<i>Deltochilum morbiliosum</i>	6	0.228	0.0002	-0.0006	-3.33E-05	0.03	0.8777	0.8	0.4221	MNE
<i>Dichotomius carbonarius</i>	6	0.525	-0.0033	-0.0011	0.0067	1.6	0.2203	1.5	0.2328	MNE
<i>Dichotomius mormon</i>	9	1.021	0.0003	0.0015	0.0004	0.5	0.5054	0.1	0.7422	MNE
<i>Dichotomius nesus</i>	6	0.511	0.0006	0.0011	0.0014	0	>0.9999	0.3	0.6126	MNE
<i>Dichotomius sericeus</i>	5	0.336	0.0099	0.0022	-0.0007	0.01	>0.9999	2.4	0.1508	MNE
<i>Ontherus sulcator</i>	6	0.315	0.0020	0.0019	-0.0003	0.03	0.8777	0.2	0.6667	MNE



TABLA MST IV-7. Resultados de los límites térmicos superiores para especies de coleópteros copro-necrófagos del Bosque Atlántico del Alto Paraná. En la tabla se observa el número de individuos utilizados por cada especie así como también el peso promedio de los individuos y los límites térmicos superiores estimados: SST: Start Stress Temperature, HRT: Heat Regulation Temperature, CTmax: Maximum Critical Temperature y ULT: Upper Letal Temperatura.

ESPECIES	N	PESO (GR)	SST	HRT	CTMAX	ULT
<i>Canthon conformis</i>	7	0.075	30.000	43.492	50.750	53.125
<i>Canthon histrio</i>	6	0.146	28.500	36.000	49.500	51.167
<i>Canthon podagricus</i>	4	0.029	40.000	46.500	49.750	51.750
<i>Canthon quinquemaculatus</i>	7	0.170	29.286	39.250	50.571	52.857
<i>Canthon smaragdulus</i>	10	0.294	25.600	34.160	45.500	48.900
<i>Chalcocopris hesperus</i>	3	0.322	29.667	33.333	46.333	49.333
<i>Coprophanaeus cyaneus</i>	6	2.107	38.167	40.400	50.000	52.167
<i>Coprophanaeus saphirinus</i>	8	0.703	30.750	33.900	50.375	52.500
<i>Deltochilum brasiliensis</i>	4	1.036	30.250	36.000	48.000	50.500
<i>Deltochilum furcatum</i>	6	0.801	29.167	35.750	49.667	52.333
<i>Deltochilum aff. komareki</i>	9	0.295	32.000	38.778	49.667	51.889
<i>Deltochilum morbillosum</i>	4	0.226	34.000	39.333	47.500	50.000
<i>Dichotomius carbonarius</i>	5	0.574	31.200	37.800	49.200	51.200
<i>Dichotomius mormon</i>	8	1.110	28.875	35.143	49.750	52.000
<i>Dichotomius nesus</i>	7	0.658	39.714	46.000	49.857	52.000
<i>Dichotomius sericeus</i>	12	0.365	31.250	36.167	48.500	50.917
<i>Eurysternus caribaeus</i>	10	0.299	30.000	37.889	47.300	49.700
<i>Eurysternus parallelus</i>	9	0.142	34.333	40.143	49.778	52.444
<i>Eutrichillum hirsutum</i>	4	0.006	39.500	48.000	50.500	52.500
<i>Ontherus sulcator</i>	10	0.338	38.200	45.250	49.500	51.800
<i>Onthophagus aff. buculus</i>	3	0.026	37.667	44.000	46.667	49.000
<i>Onthophagus catharinensis</i>	3	0.023	30.000	35.667	43.000	46.667
<i>Onthophagus tristis</i>	11	0.044	30.727	35.833	42.818	45.727
<i>Scybalocanthus nigriceps</i>	7	0.089	33.857	36.200	50.000	52.714



TABLA MST IV-8. Comparación de límites térmicos críticos, SST (temperatura de inicio de estrés) y HRT (temperatura de inicio de termorregulación) entre especies del mismo género que hacen uso de diferentes ambientes (cerrados vs. abiertos). Se identifica en la tabla con * a la especie que es capaz de hacer uso tanto de ambientes cerrados como abiertos.

GÉNERO	SST		HRT	
	AMBIENTES CERRADOS	AMBIENTES ABIERTOS	AMBIENTES CERRADOS	AMBIENTES ABIERTOS
<i>Coprophanaeus</i>	30.7	38.2*	33.9	40.4*
	(<i>C.saphirinus</i>)	(<i>C.cyanescens</i>)	(<i>C.saphirinus</i>)	(<i>C.cyanescens</i>)
<i>Dichotomius</i>	28.9	39.7	35.1	46
	(<i>D.mormon</i>)	(<i>D.nisus</i>)	(<i>D.mormon</i>)	(<i>D.nisus</i>)
<i>Canthon</i>	25.6	40	34.2	46.5
	(<i>C.smaragdulus</i>)	(<i>C.podagricus</i>)	(<i>C.smaragdulus</i>)	(<i>C.podagricus</i>)
<i>Onthophagus</i>	30	37.7	35.7	44
	(<i>O.catharinensis</i>)	(<i>O.aff. buculus</i>)	(<i>O.catharinensis</i>)	(<i>O.aff. buculus</i>)

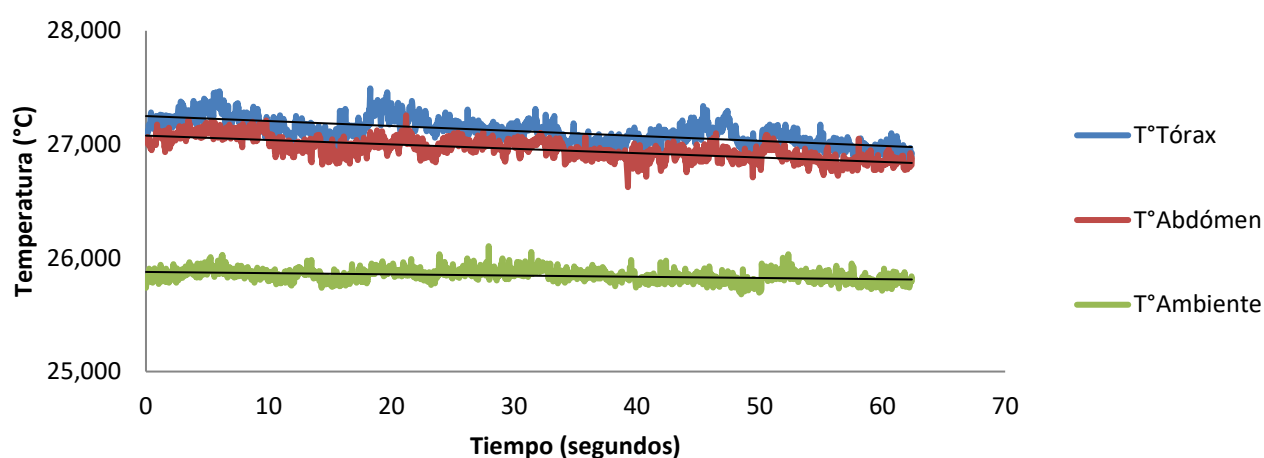


Apéndice de gráficas de fisiología

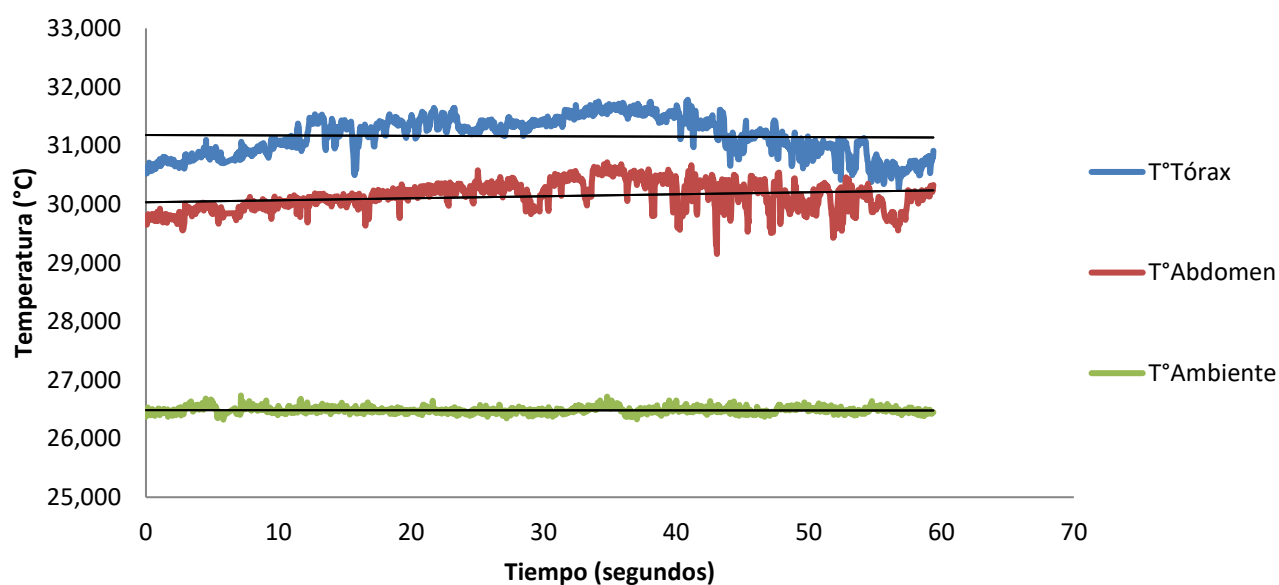
A modo de ejemplo se presenta a continuación una gráfica por especie para representar los mecanismos de termorregulación en vuelo y respirometría de termolímite de todas las especies estudiadas.

GRÁFICAS MSG IV-1: GRÁFICAS DE EXPERIMENTO DE TERMORREGULACIÓN EN VUELO

CANTHON CONFORMIS

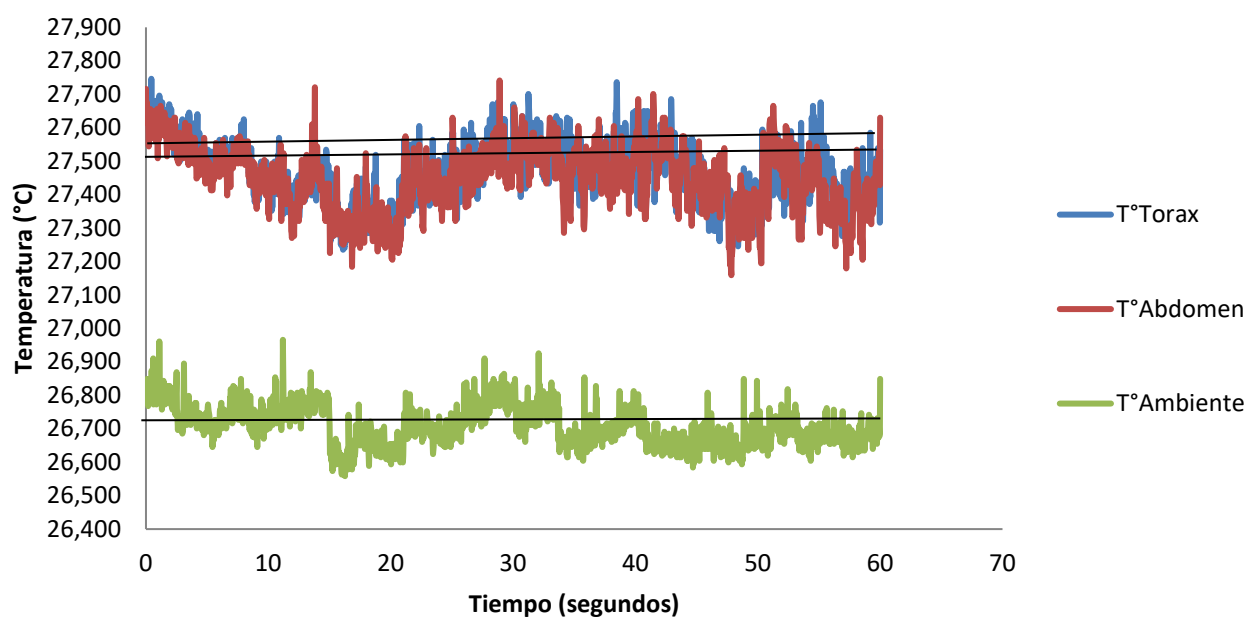


CANTHON HISTRIO

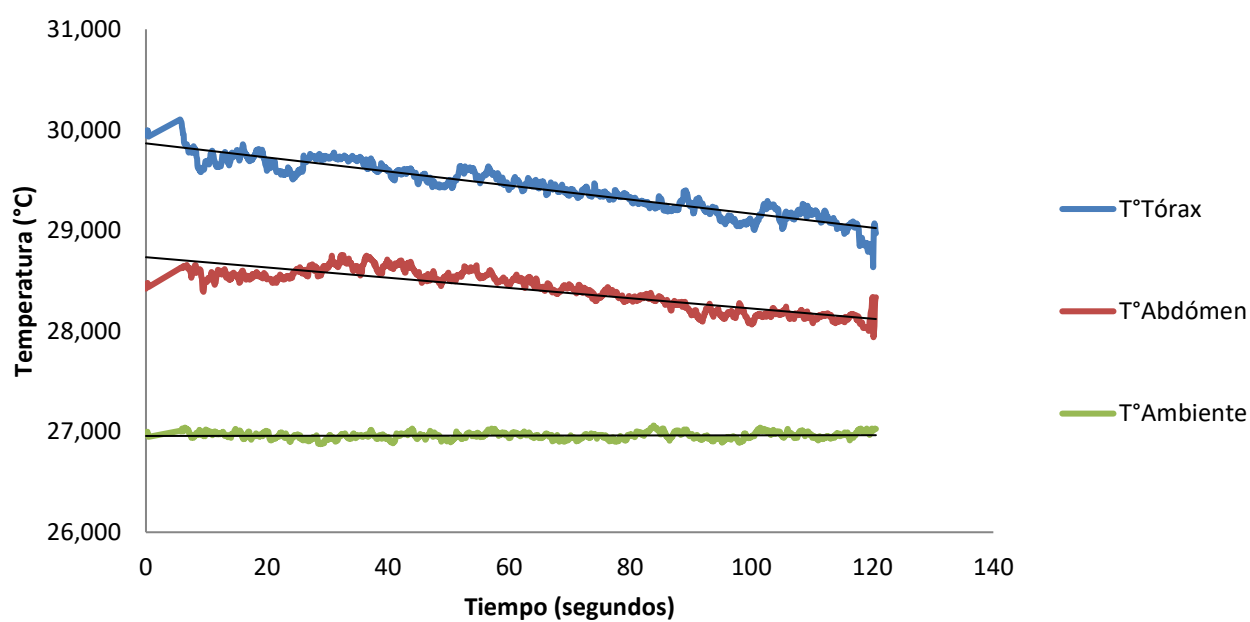




CANTHON PODAGRICUS

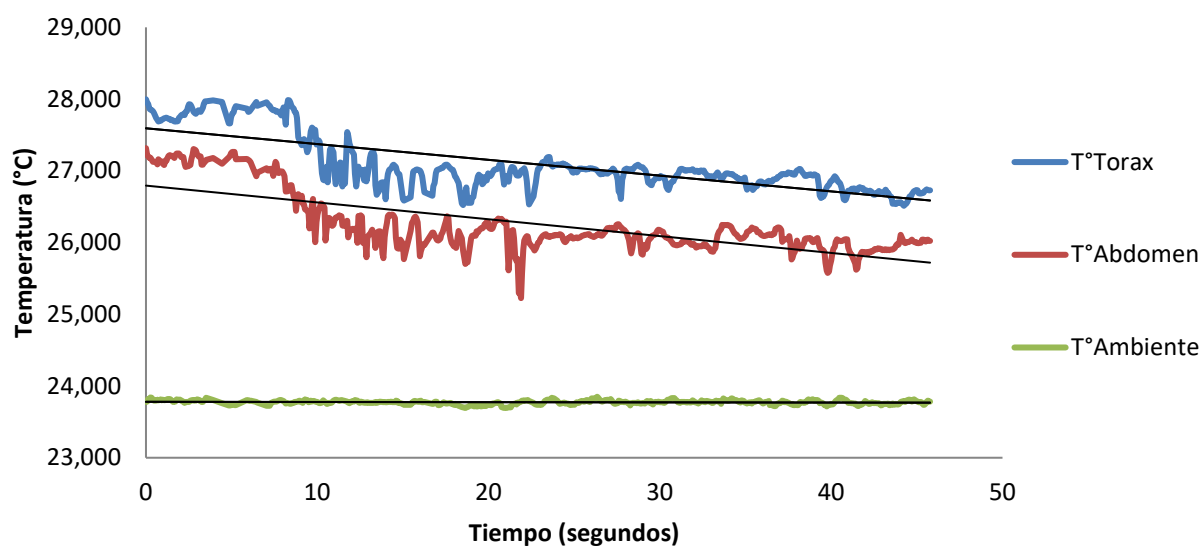


CANTHON QUINQUEMACULATUS

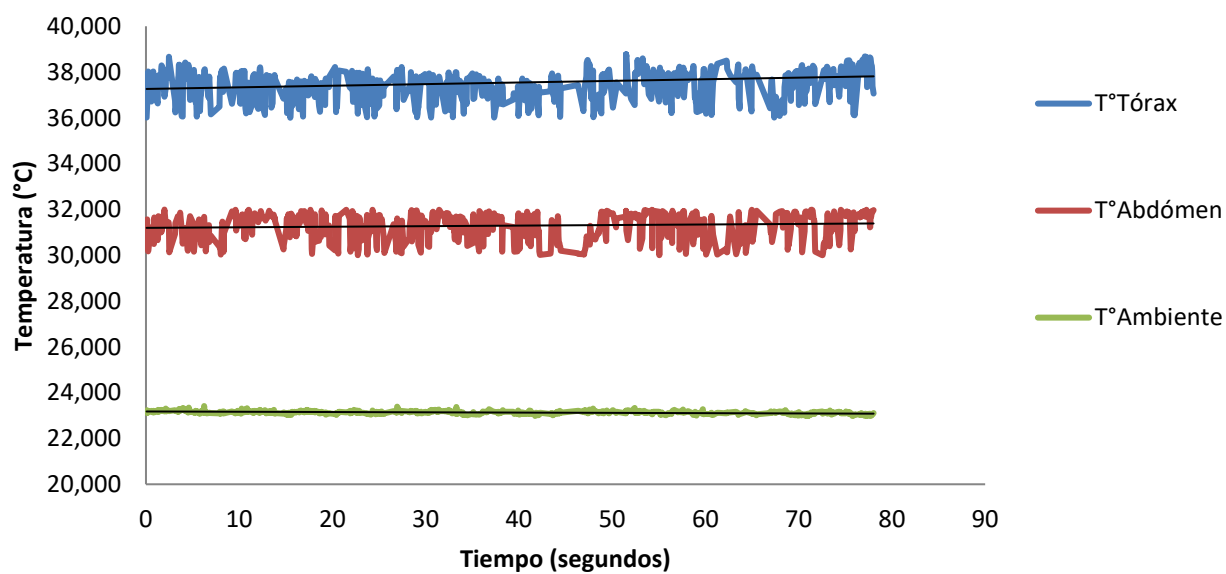




CANTHON SMARAGDULUS

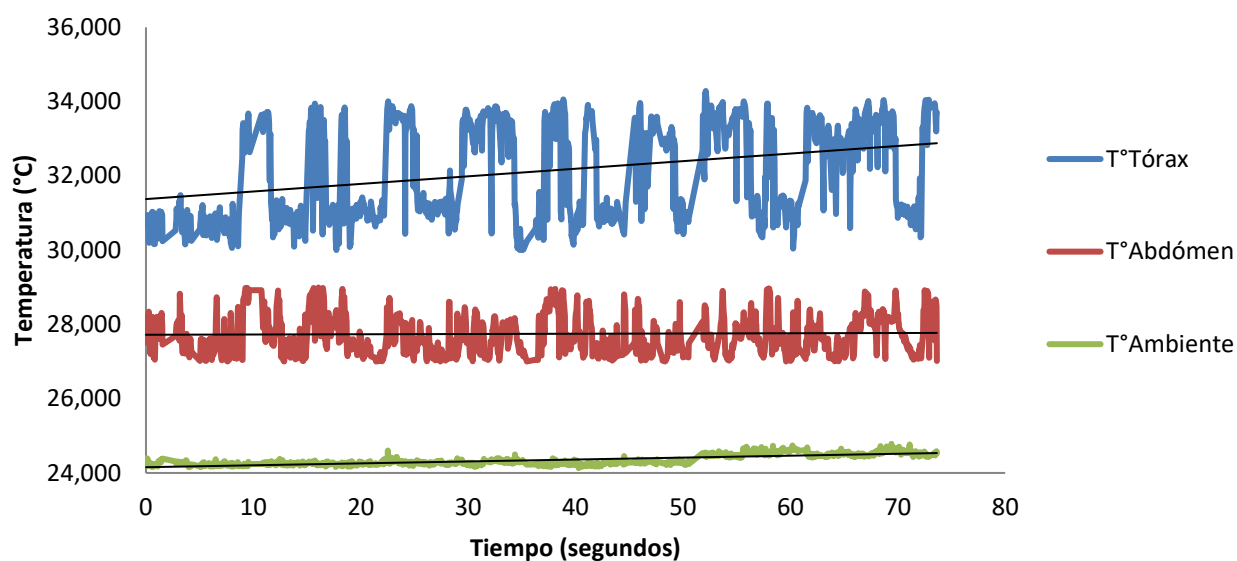


COPROPHANAEUS CYANESCENS

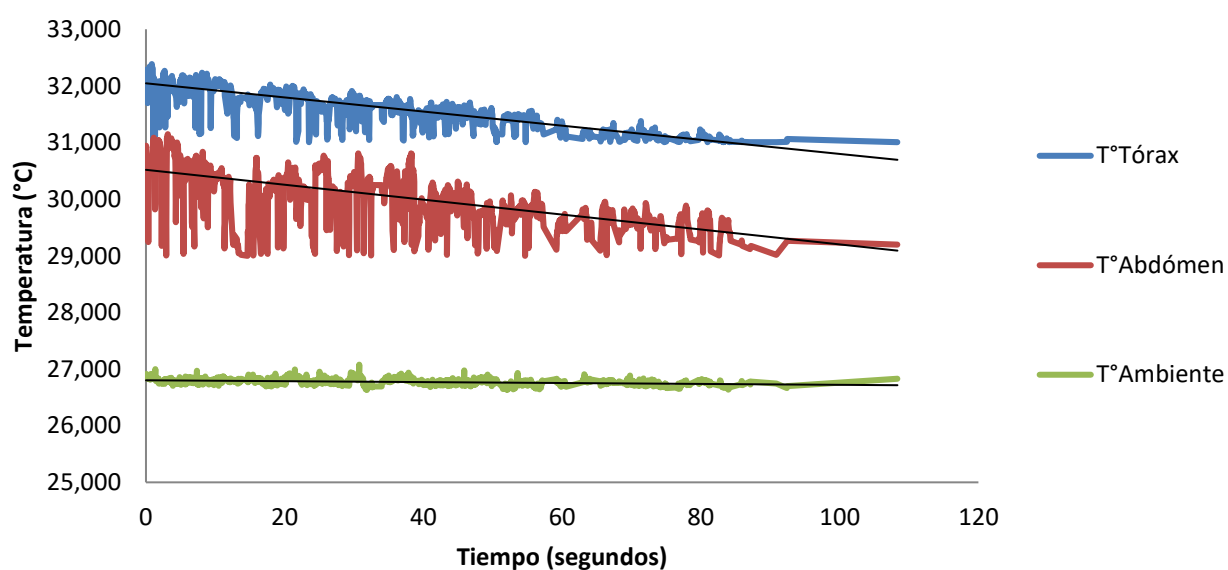




COPROPHANAEUS SAPHIRINUS

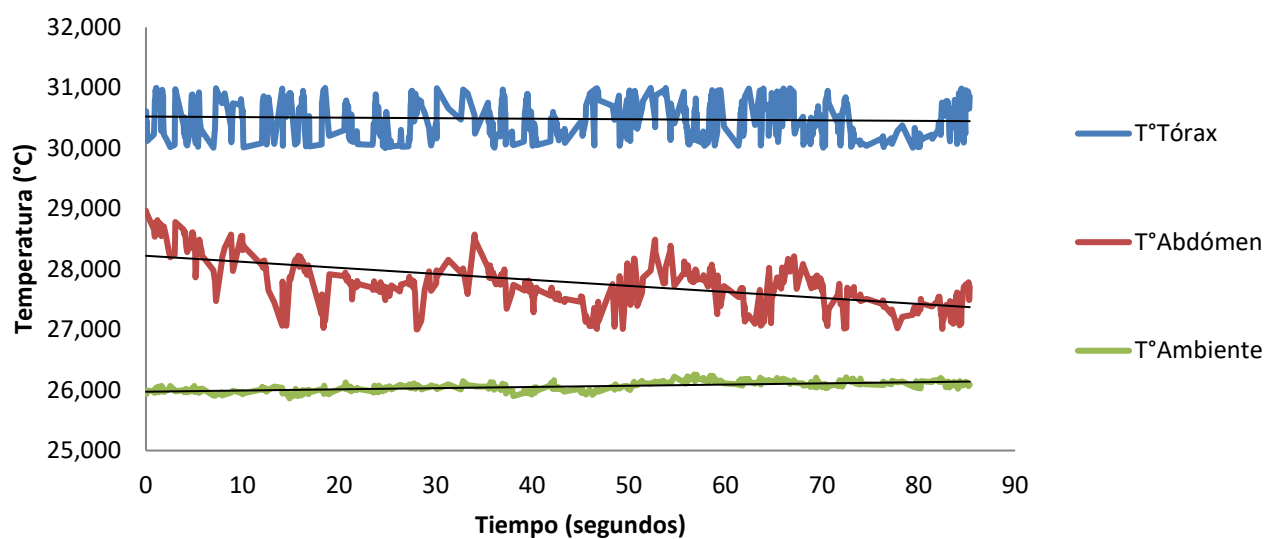


DELTOCHILUM BRASILIENSIS

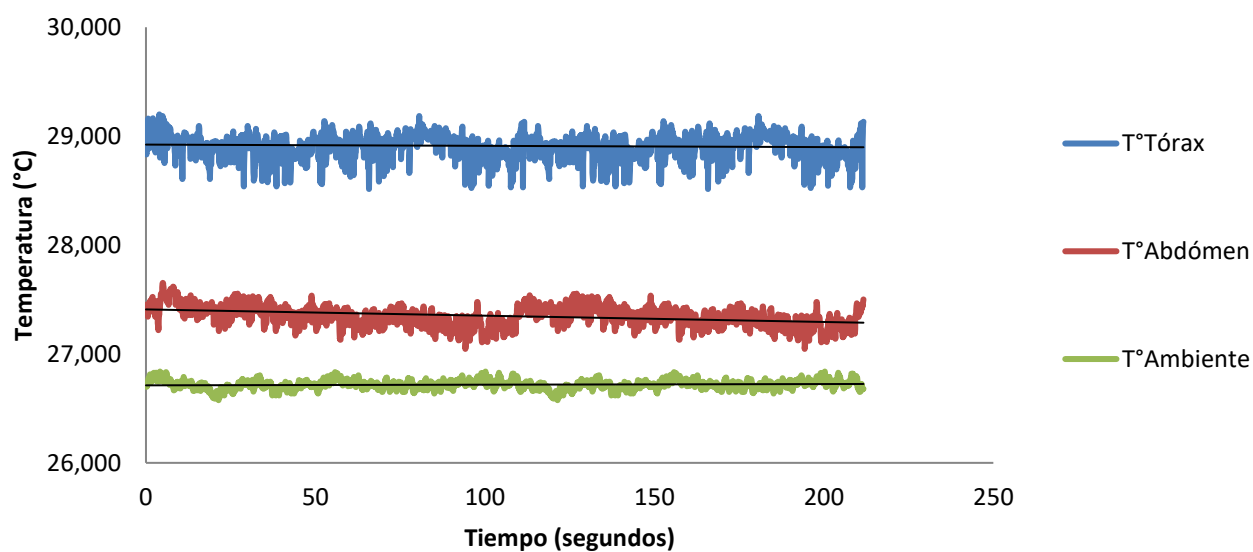




DELTOCHILUM FURCATUM

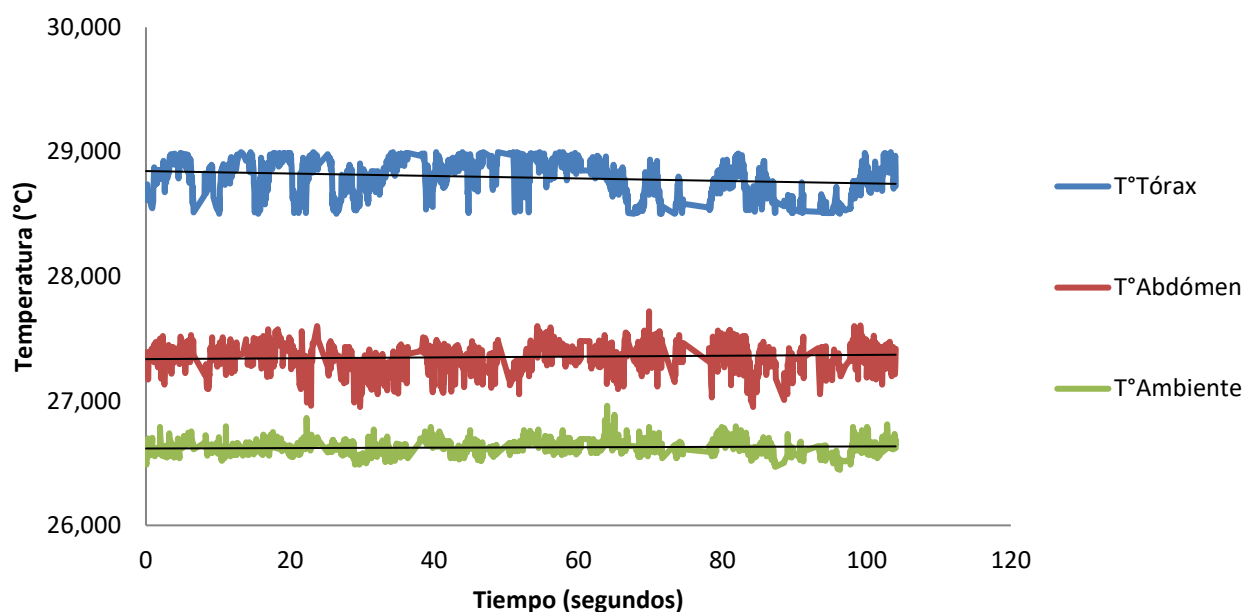


DELTOCHILUM AFF. KOMAREKI

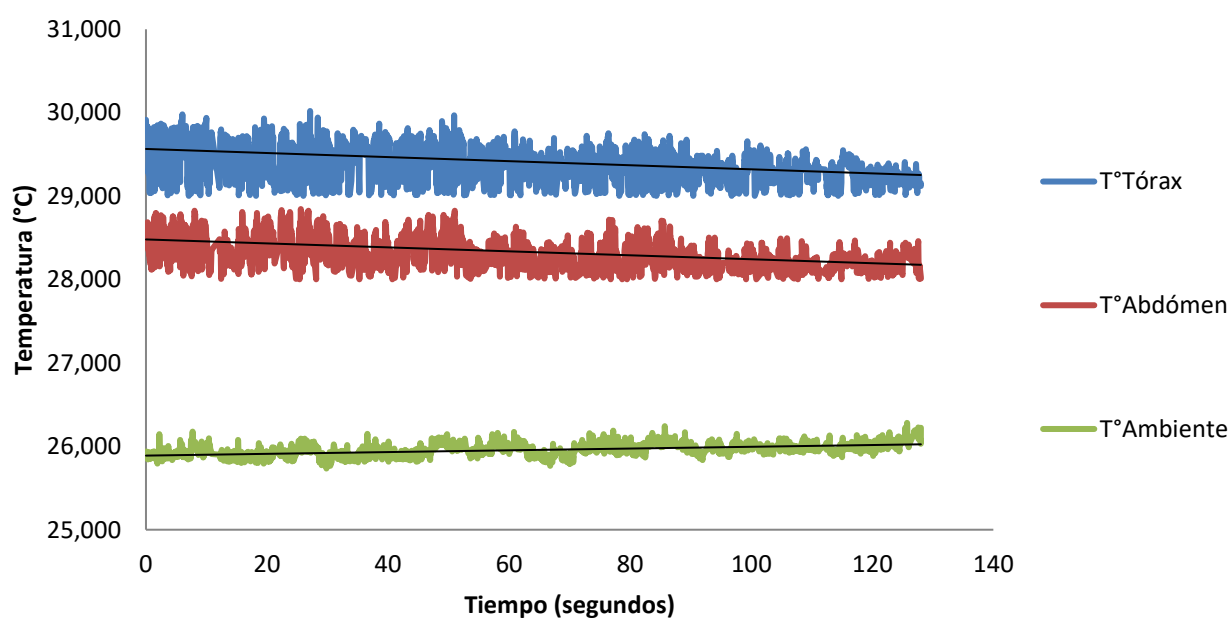




DELTOCHILUM MORBILLOSUM

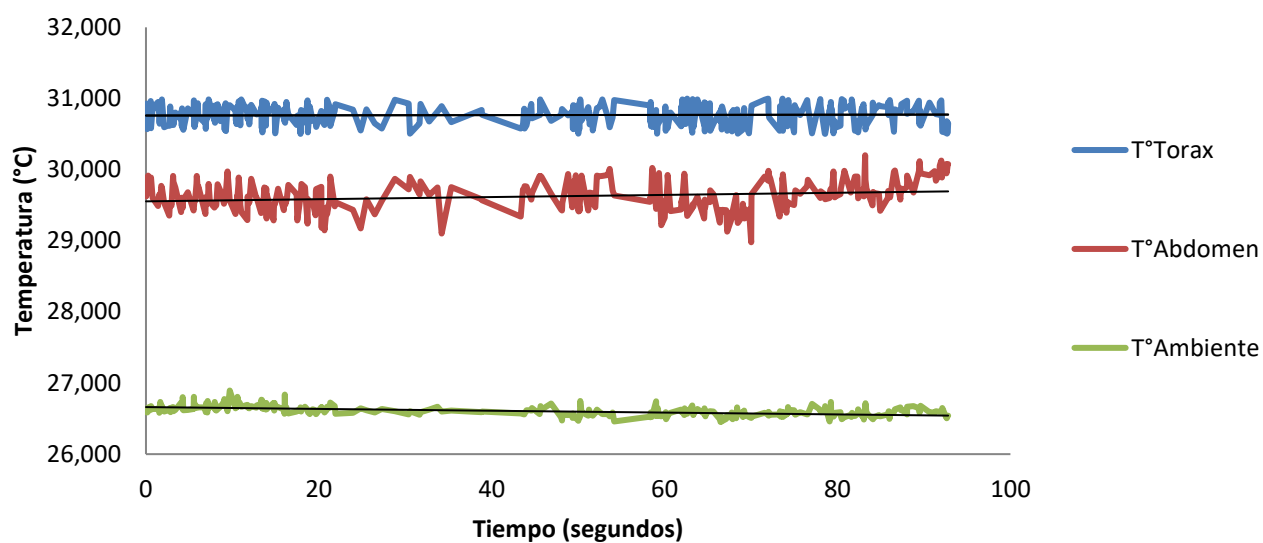


DICHOTOMIUS CARBONARIUS

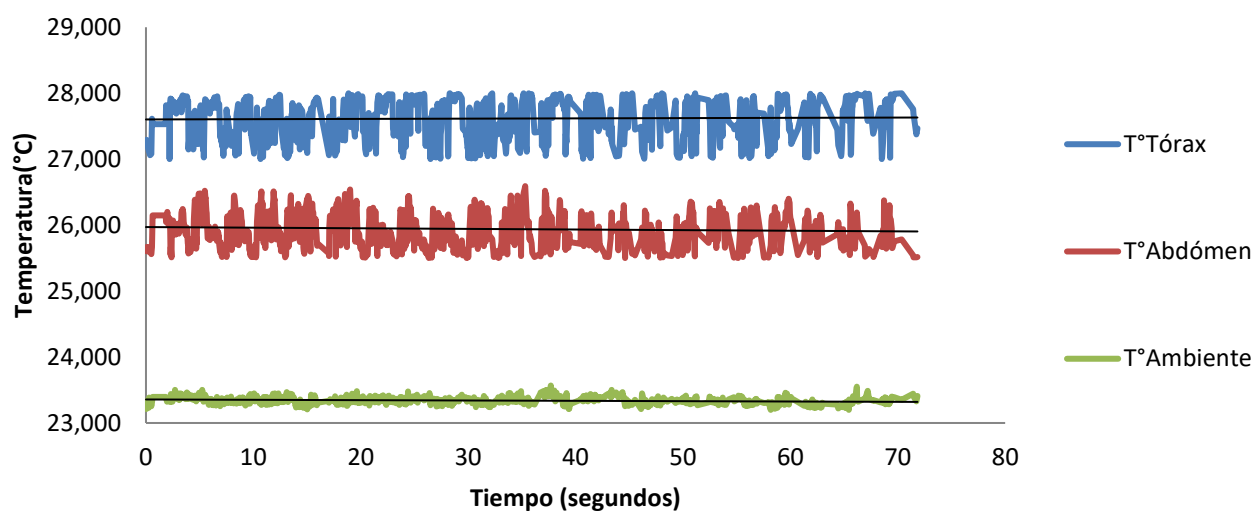




DICHOTOMIUS MORMON

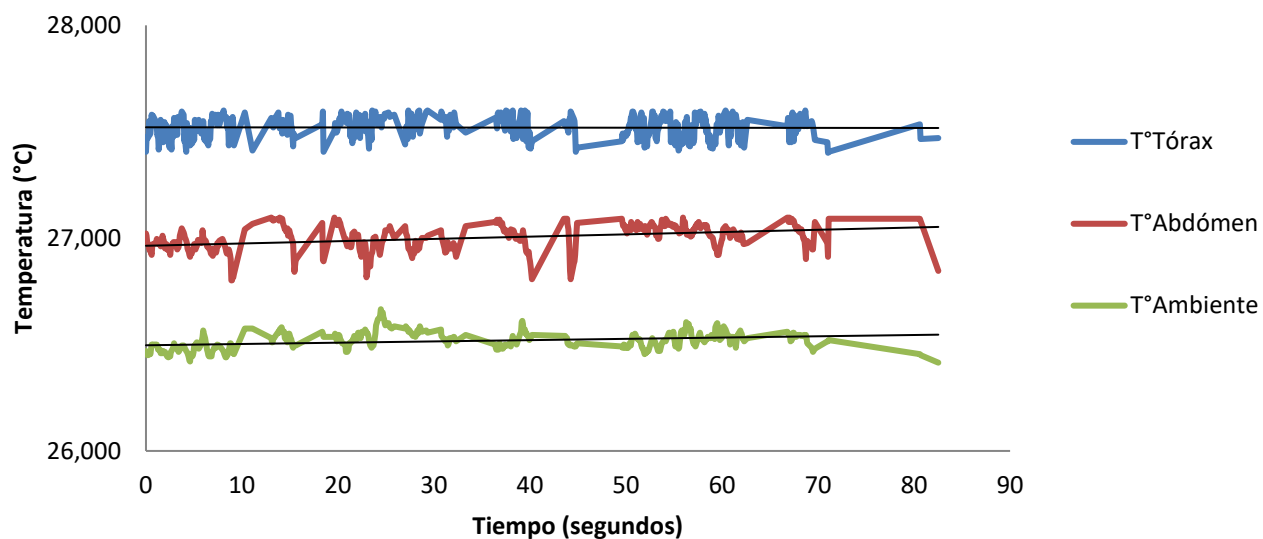


DICHOTOMIUS NISUS

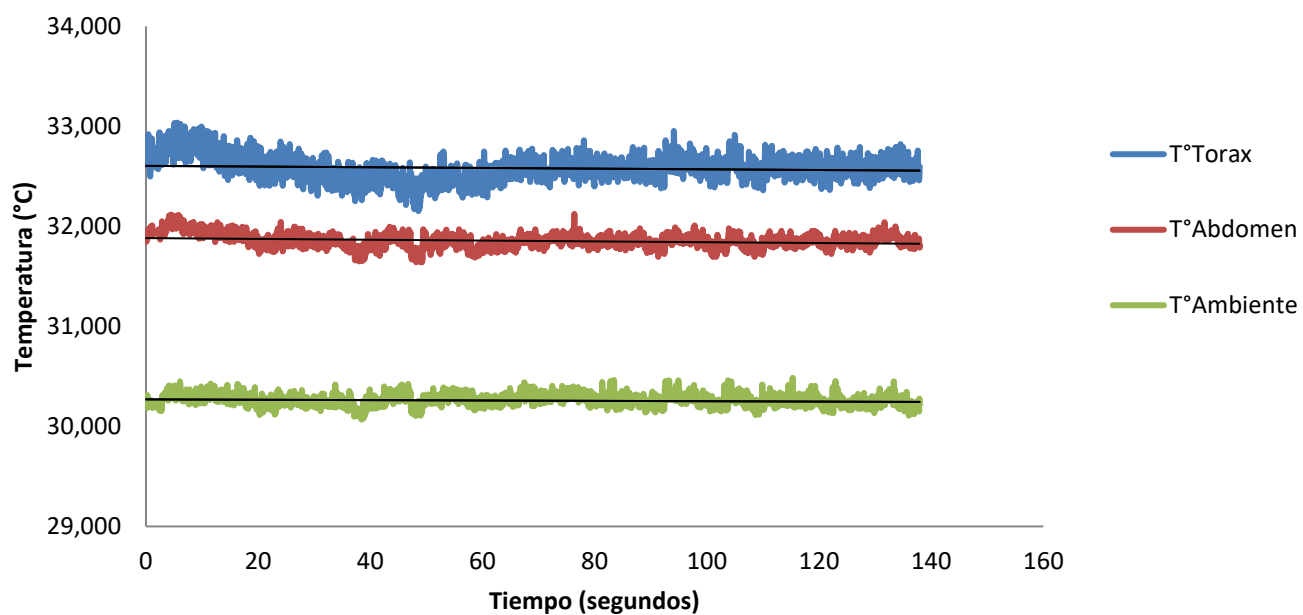




DICHOTOMIUS SERICEUS



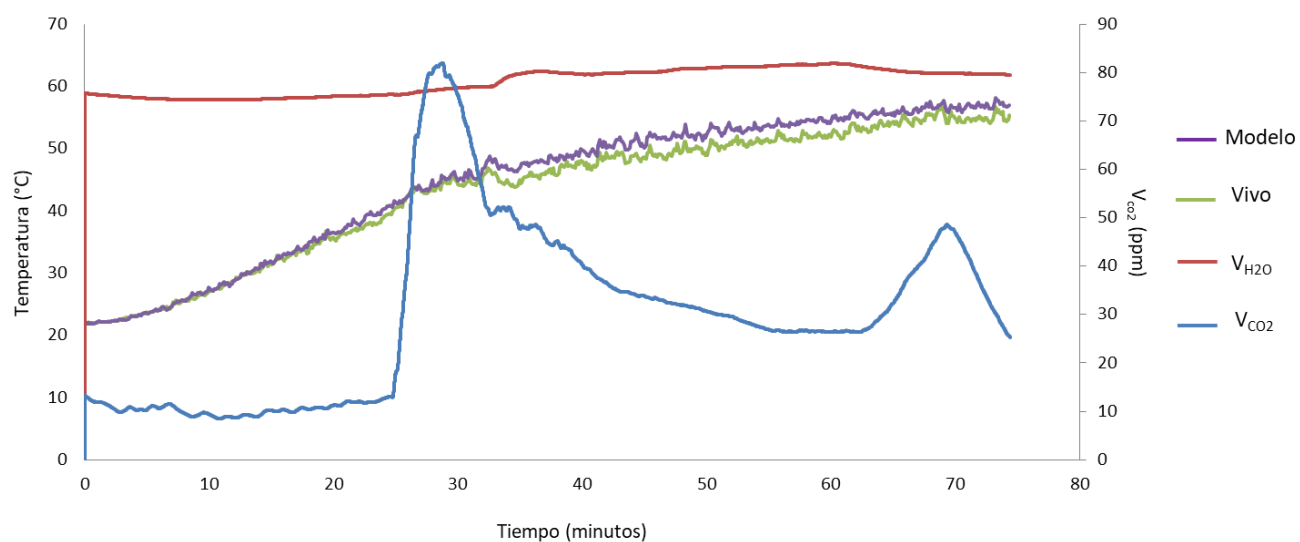
ONTHERUS SULCATOR



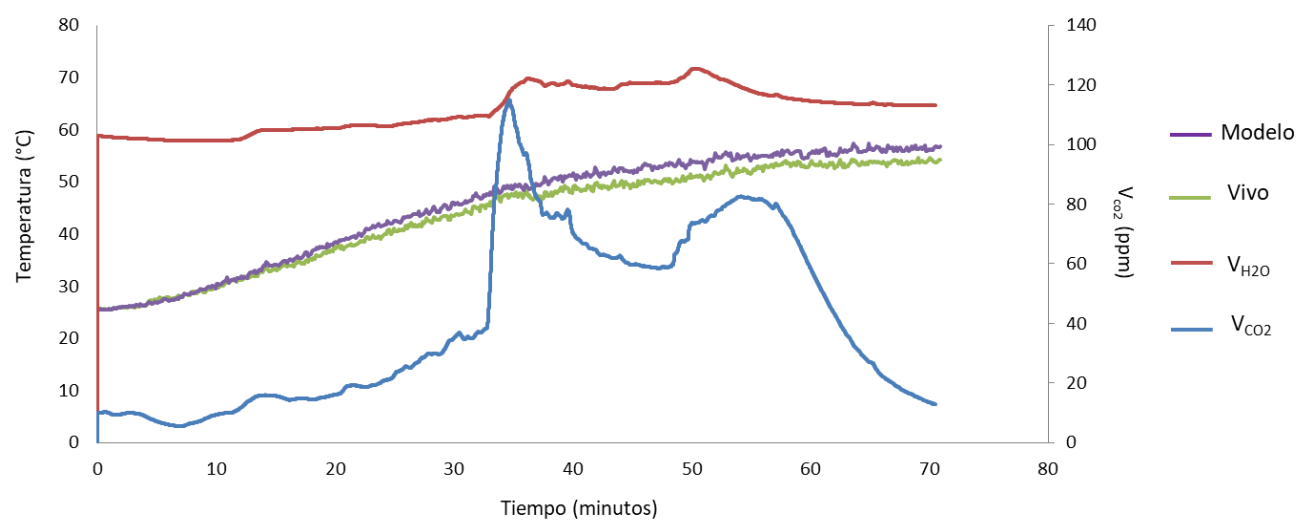


GRÁFICAS MSG2: GRÁFICAS DE EXPERIMENTO DE RESPIROMETRÍA DE TERMOLÍMITE

CANTHON CONFORMIS

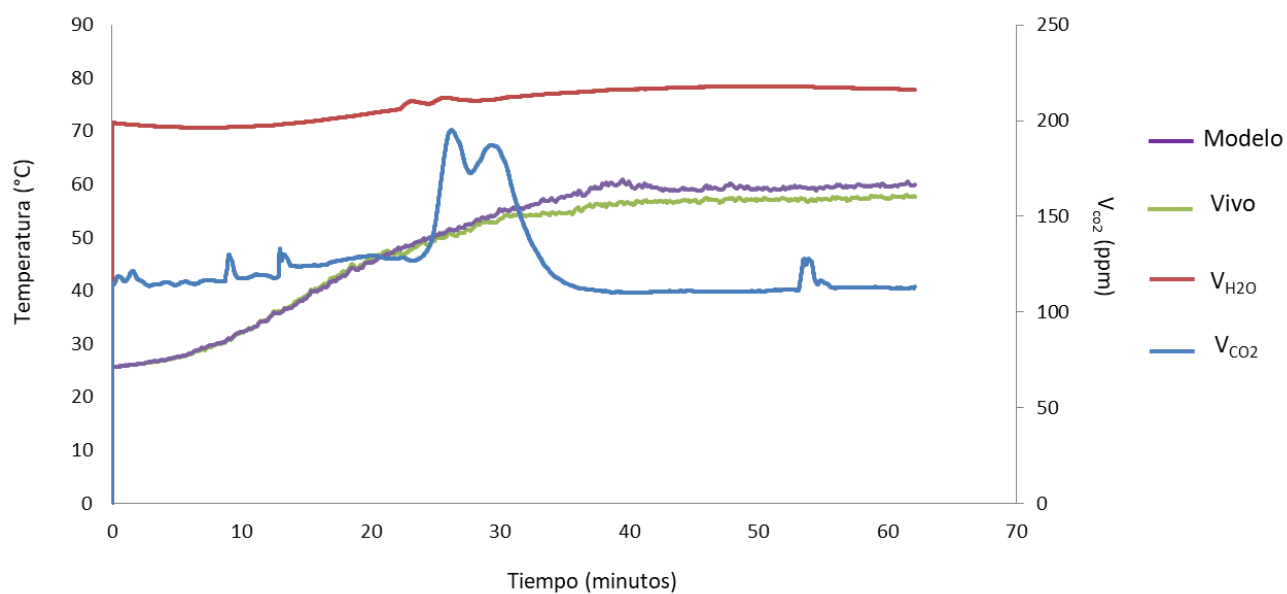


CANTHON HISTRIO

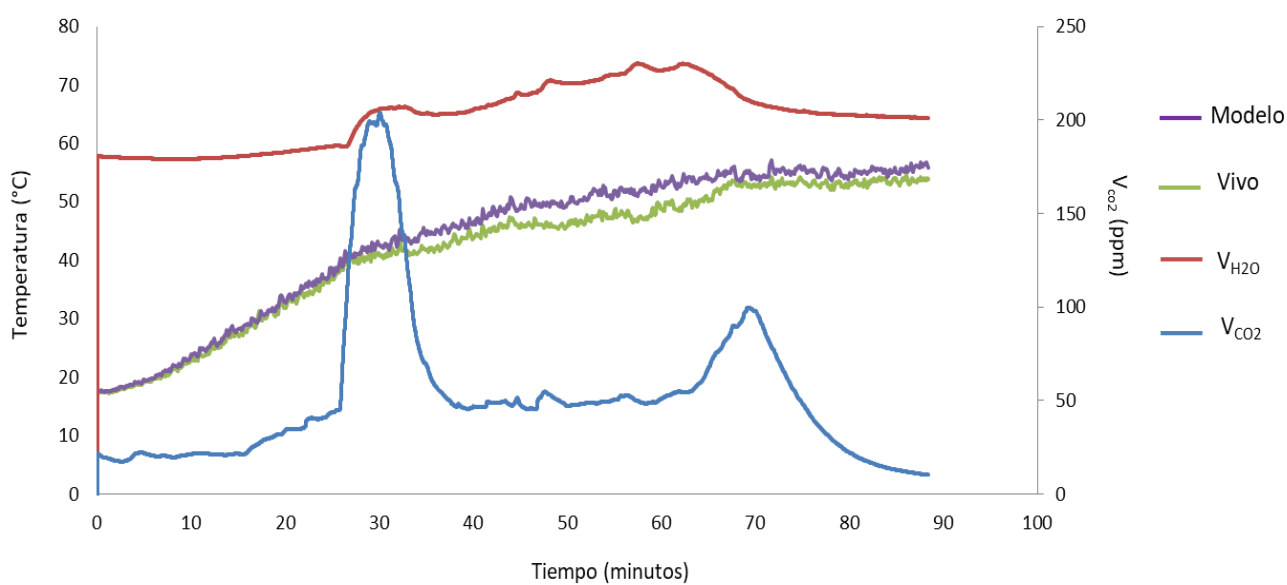




CANTHON PODAGRICUS

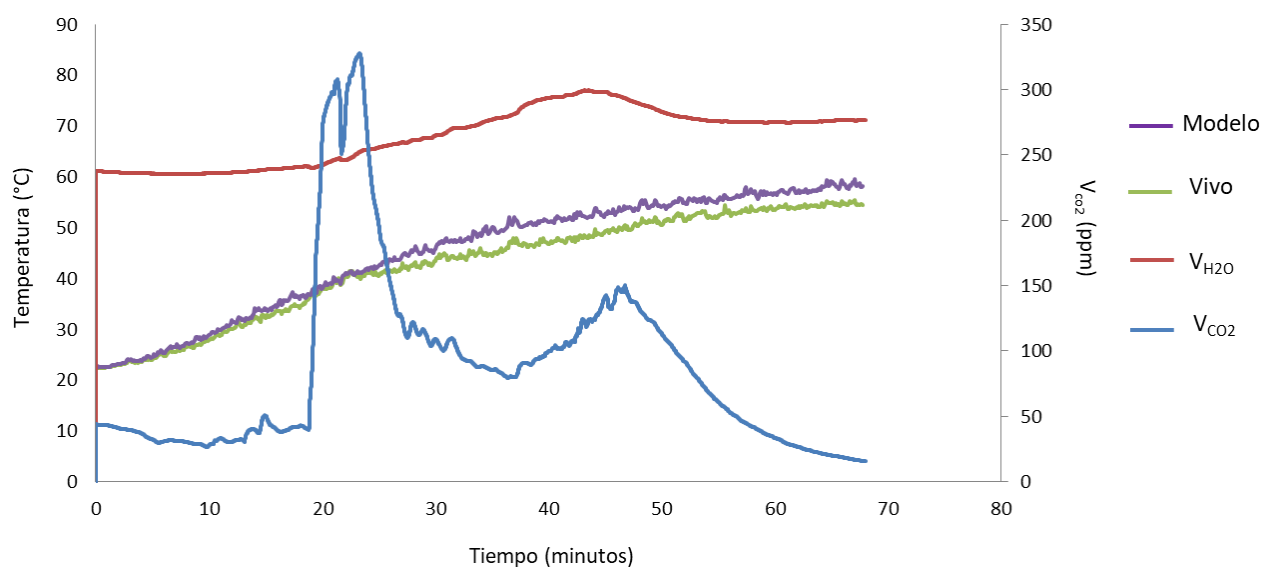


CANTHON QUINQUEMACULATUS

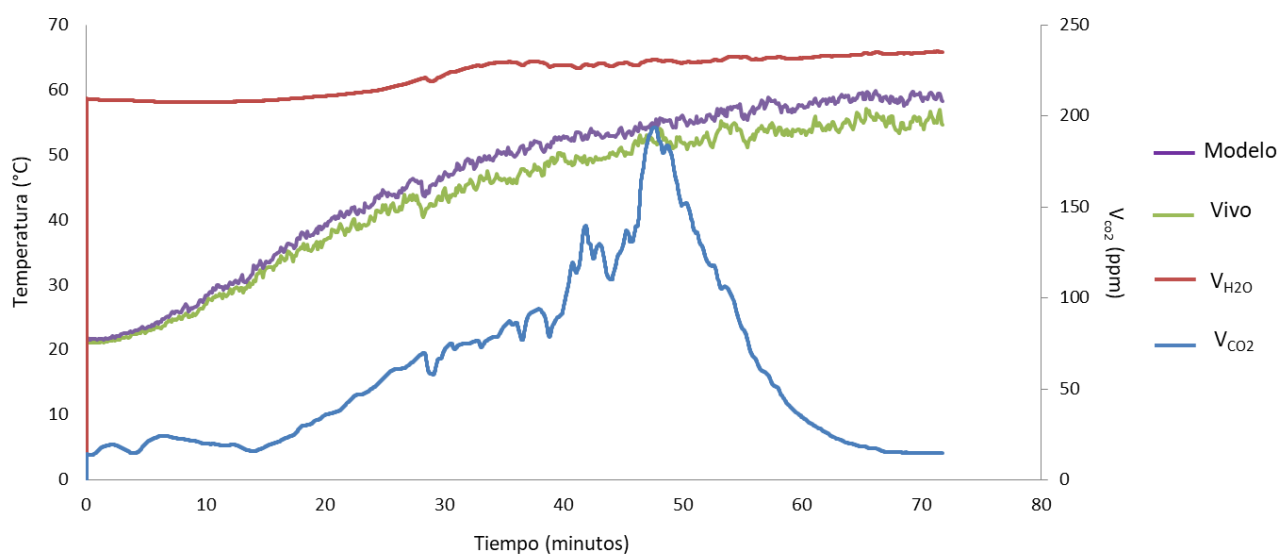




CANTHON SMARAGDULUS

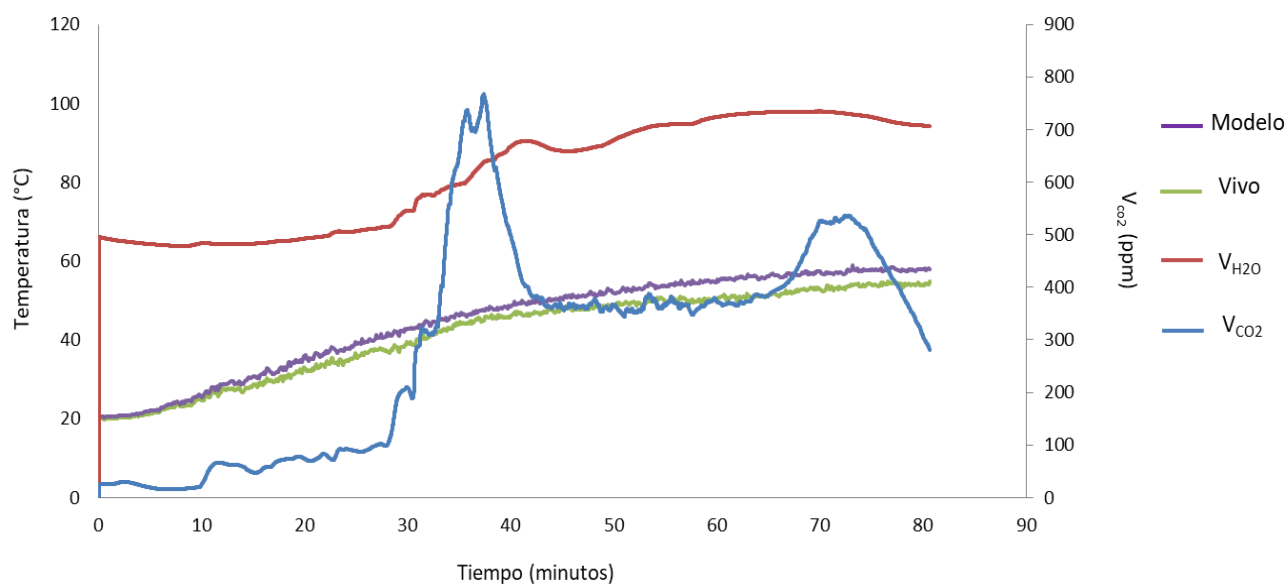


CHALCOCOPRIS HESPERUS

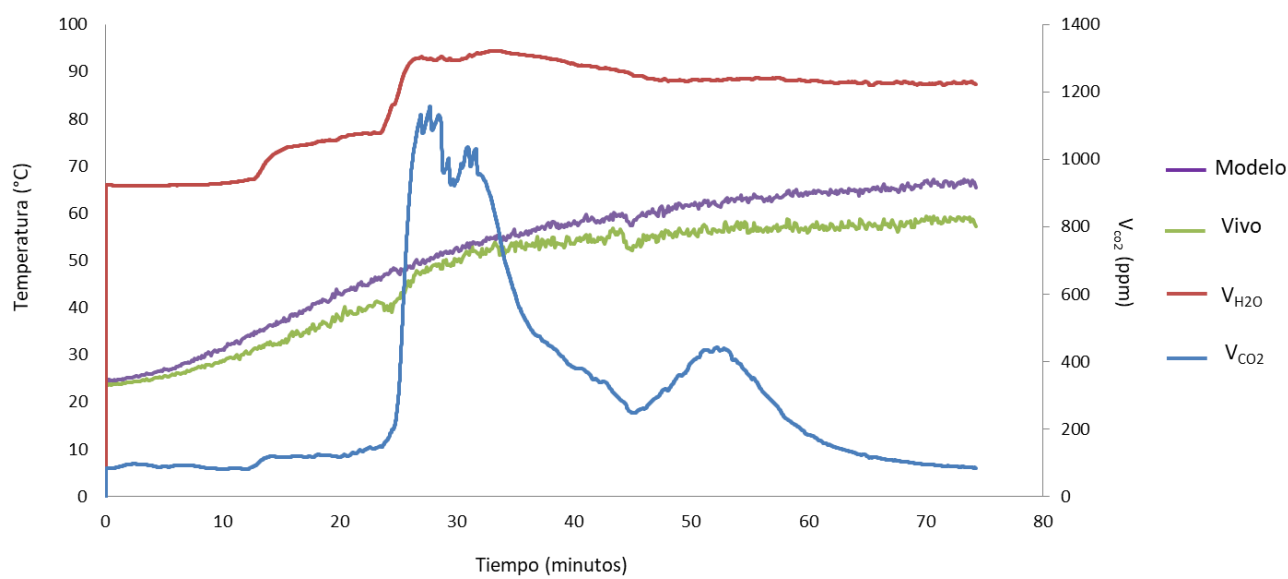




COPROPHANAEUS CYANESCENS

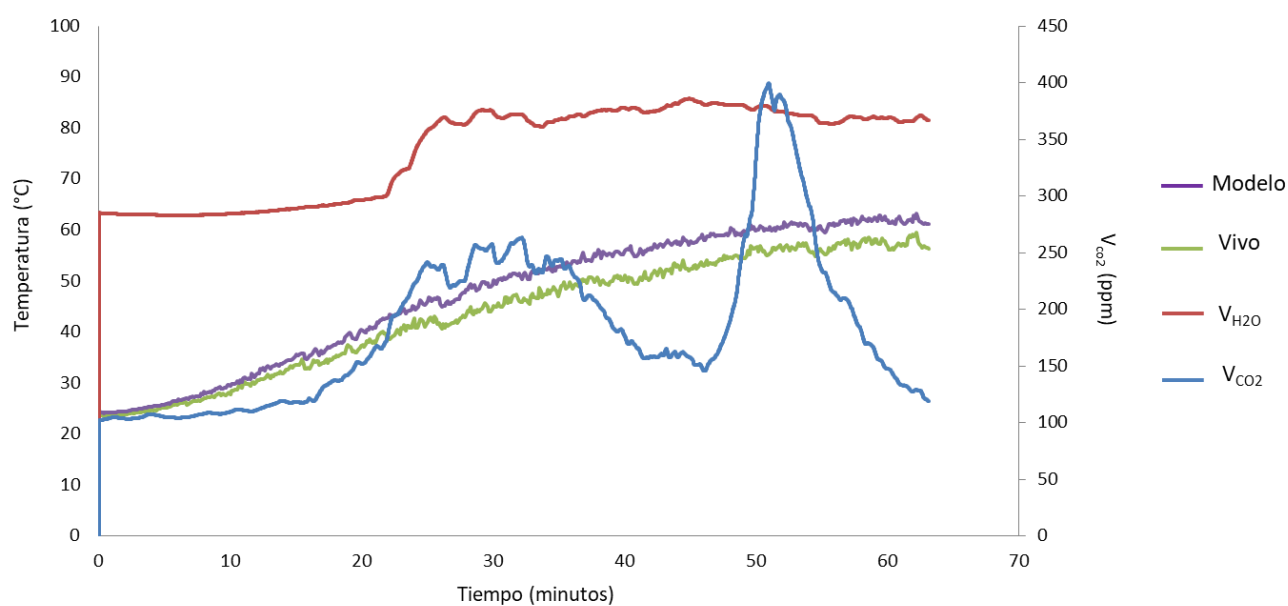


COPROPHANAEUS SAPHIRINUS

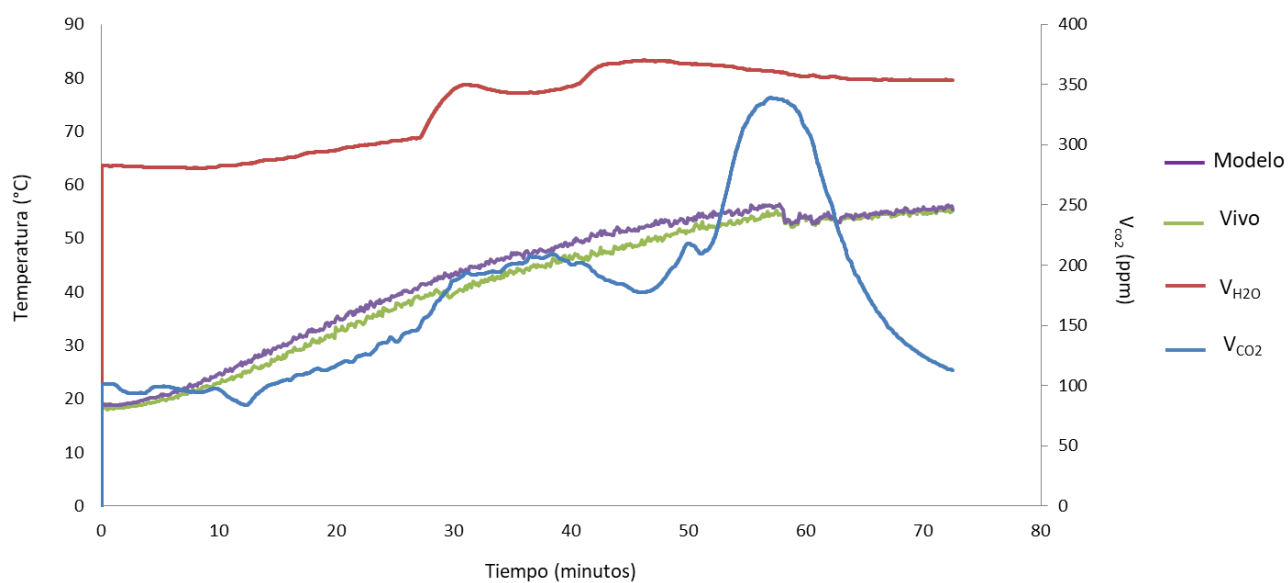




DELTOCHILUM BRASILIENSIS

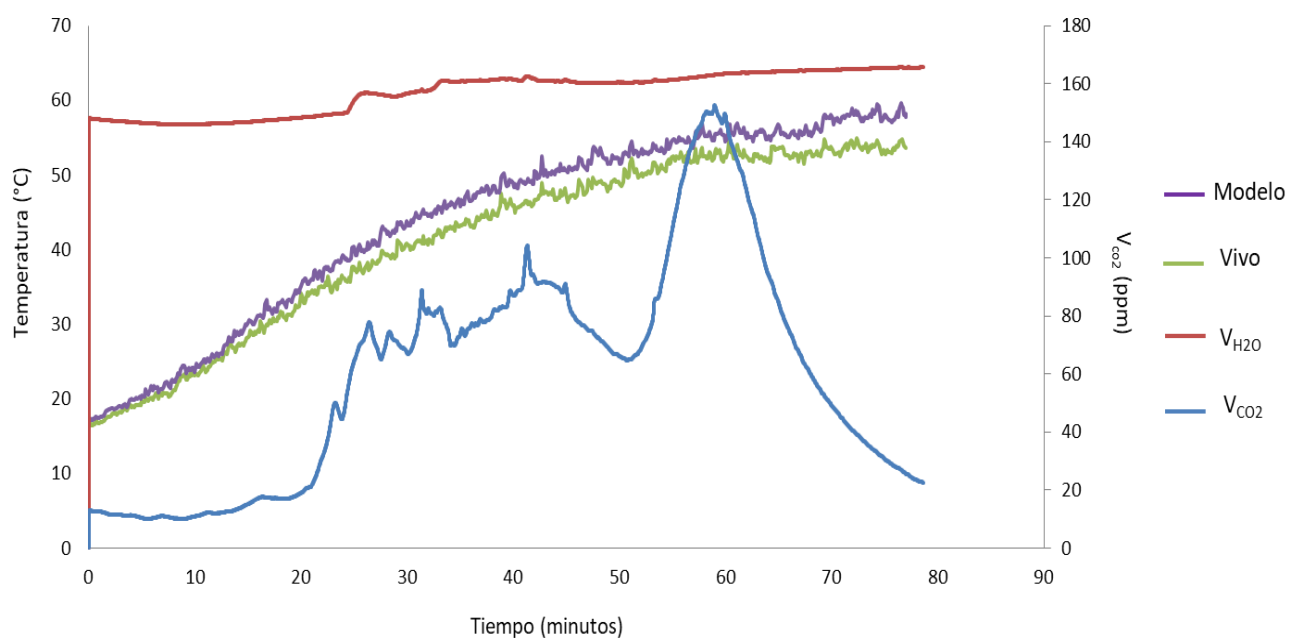


DELTOCHILUM FURCATUM

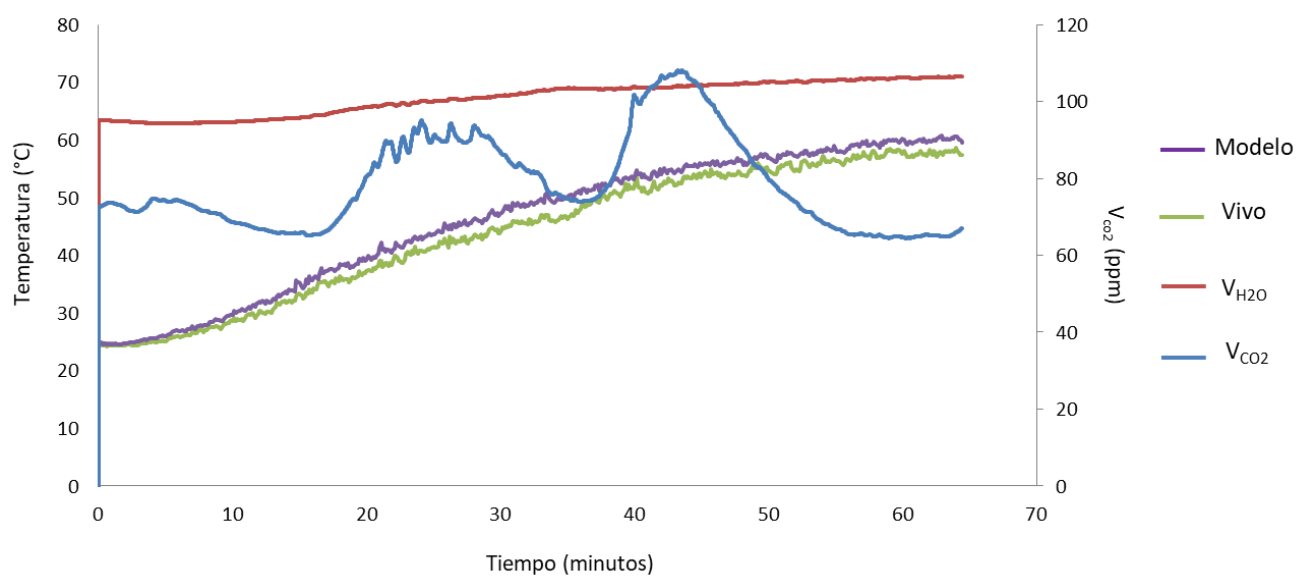




DELTOCHILUM AFF. KOMAREKI

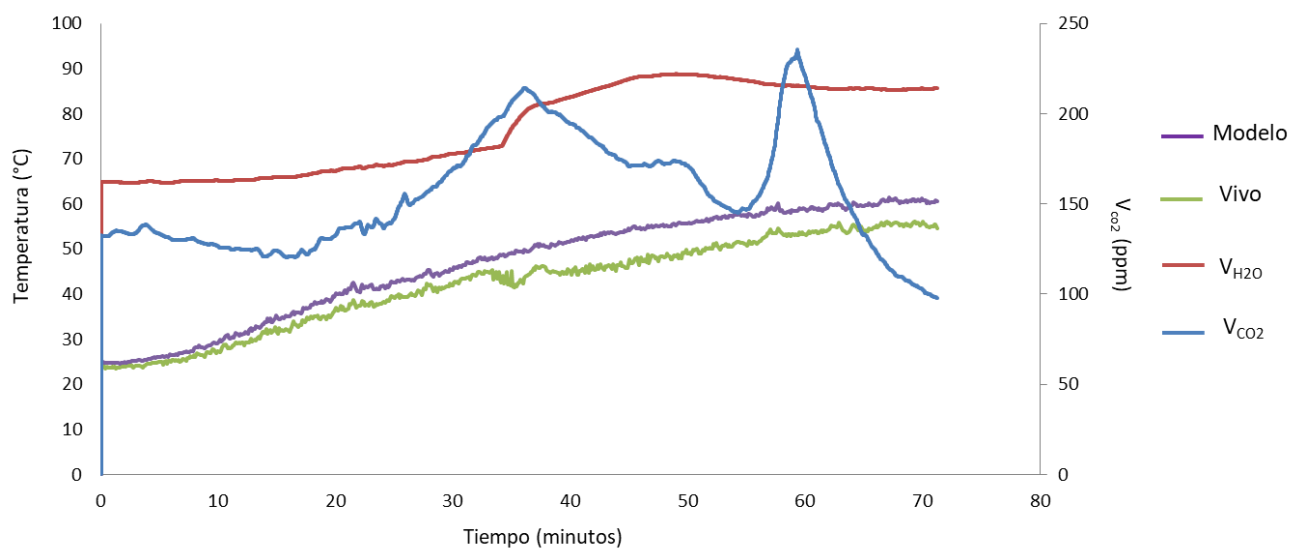


DELTOCHILUM MORBILLOSUM

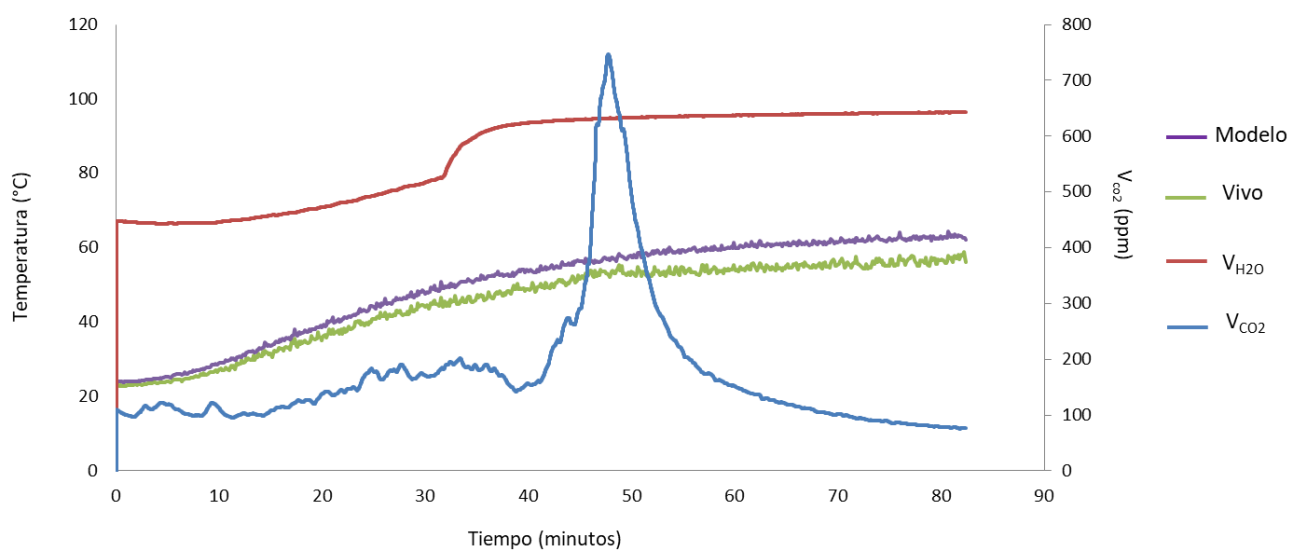




DICHOTOMIUS CARBONARIUS

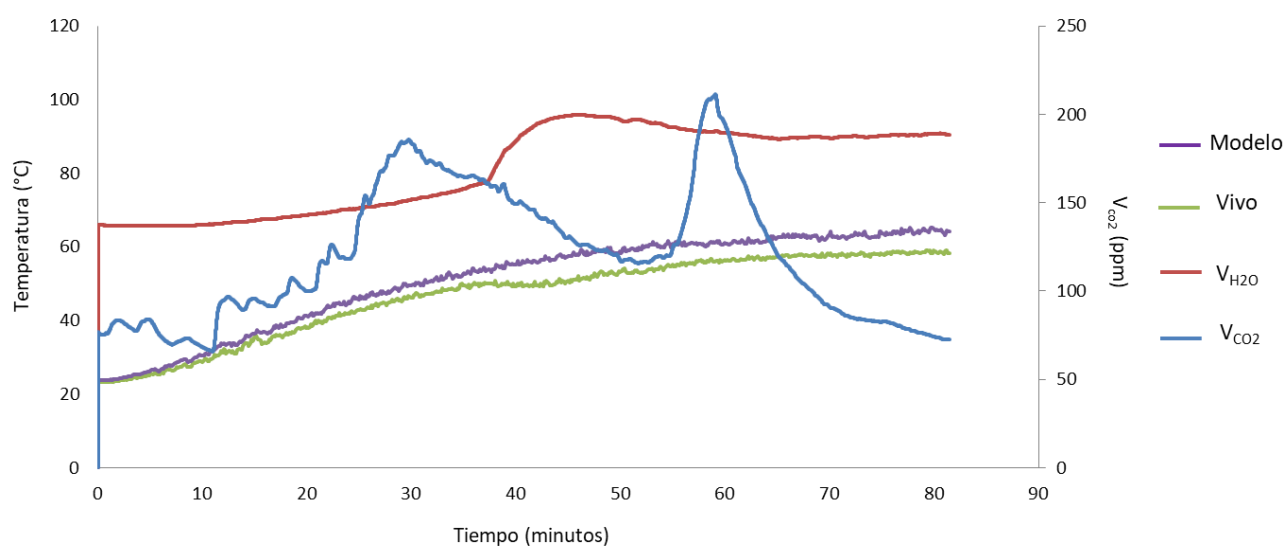


DICHOTOMIUS MORMON

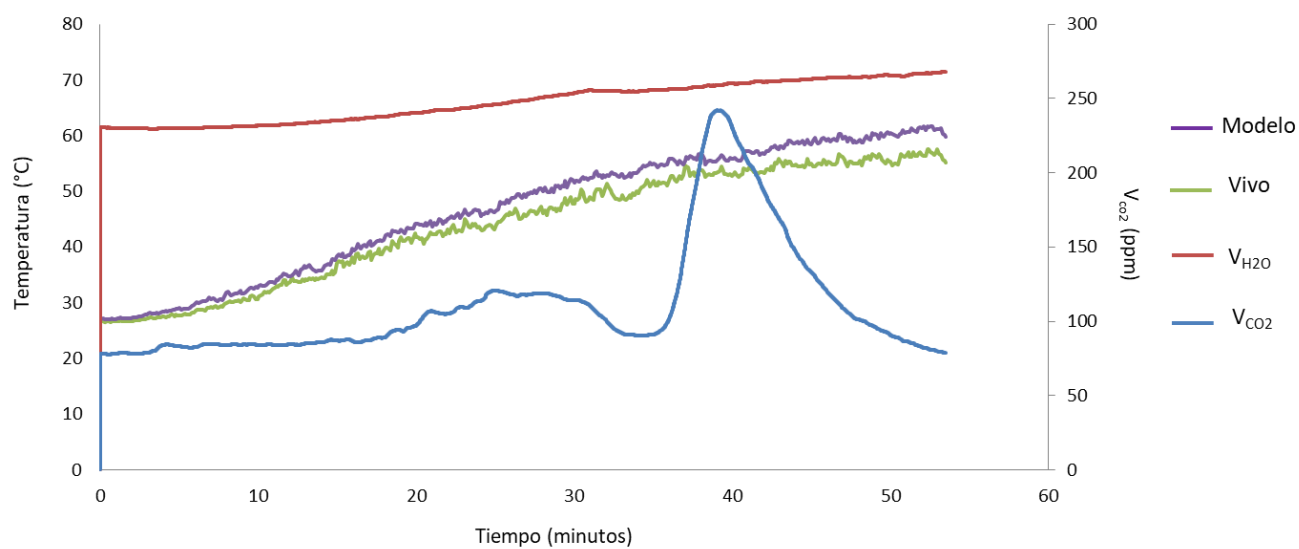




DICHOTOMIUS NISUS

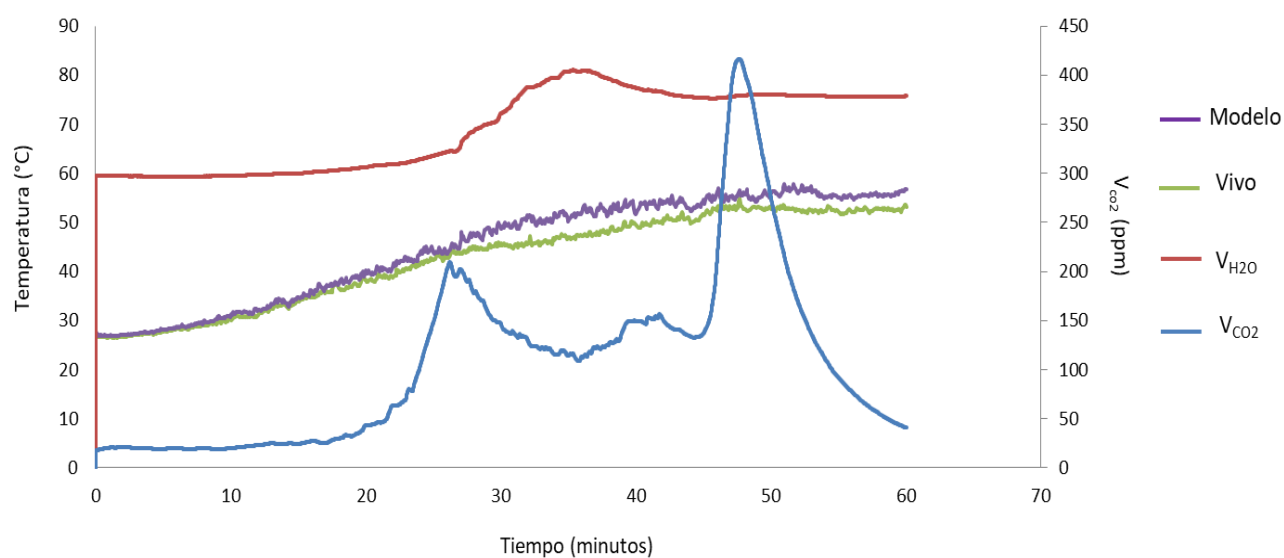


DICHOTOMIUS SERICEUS

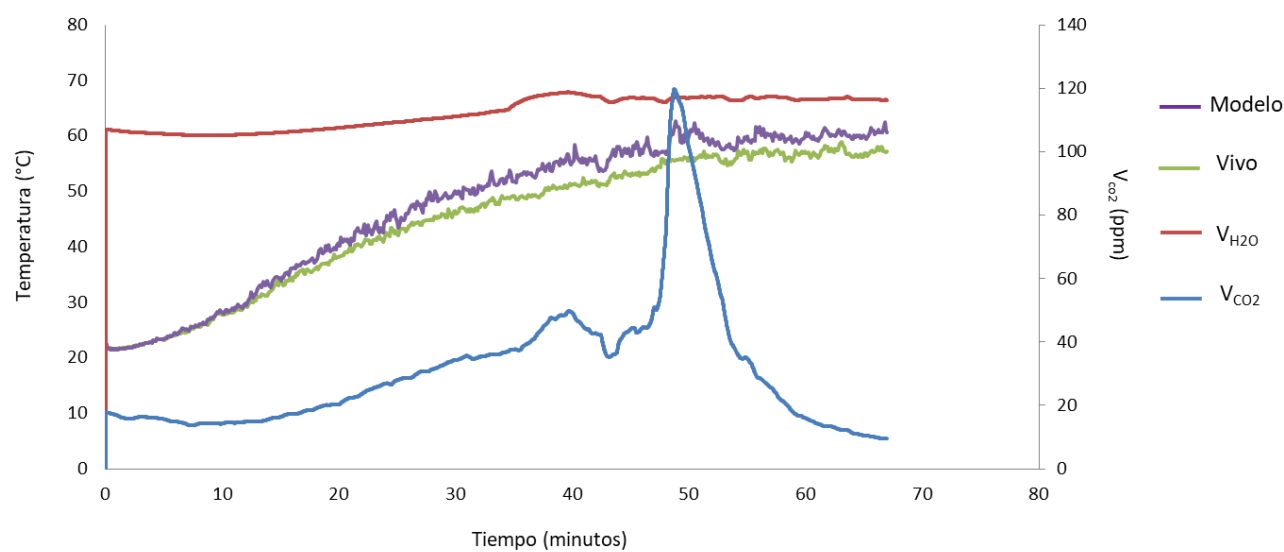




EURYSTERNUS CARIBAEUS

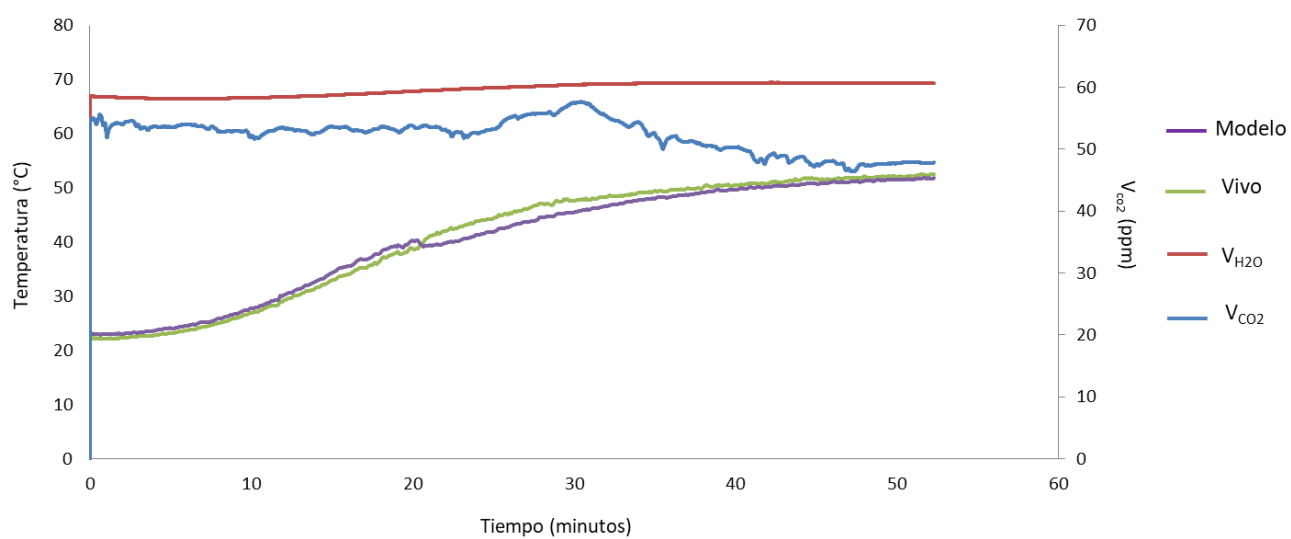


EURYSTERNUS PARALLELUS

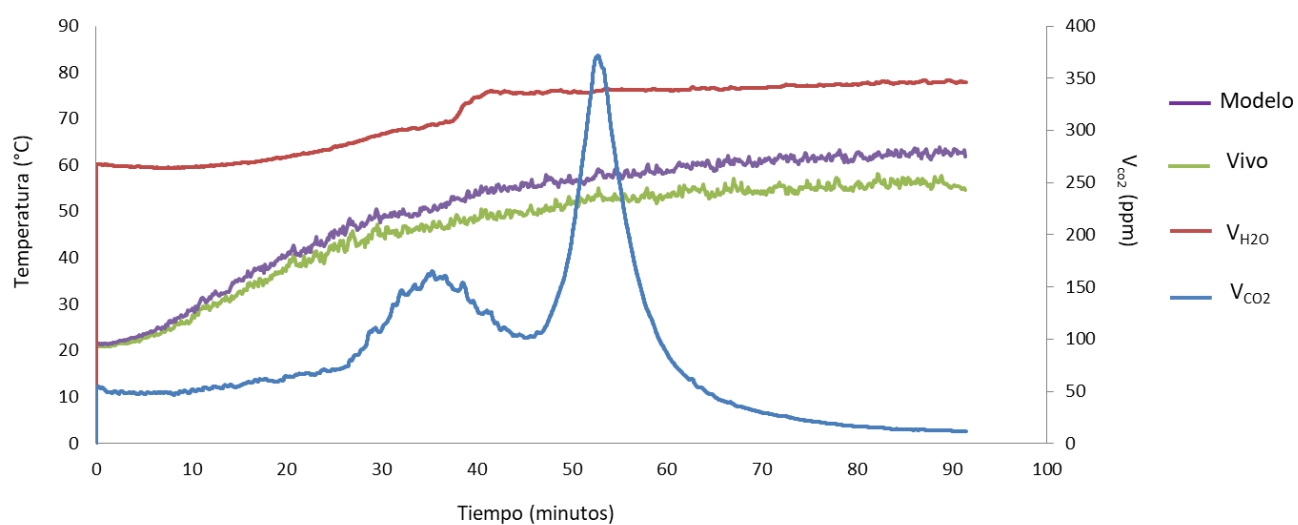




EUTRICHILLUM HIRSUTUM

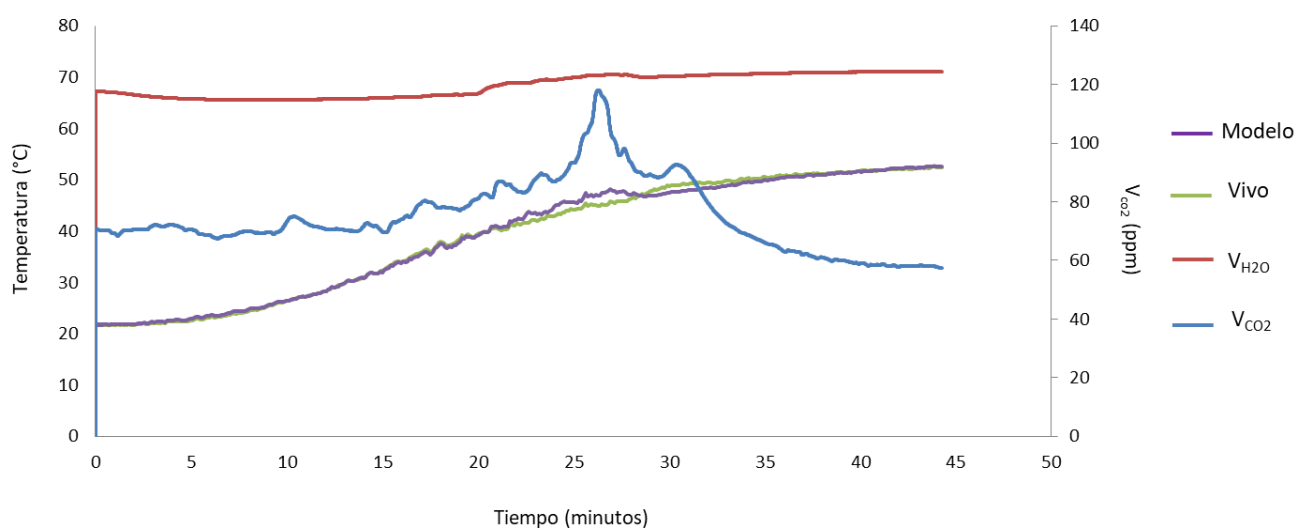


ONTHERUS SULCATOR

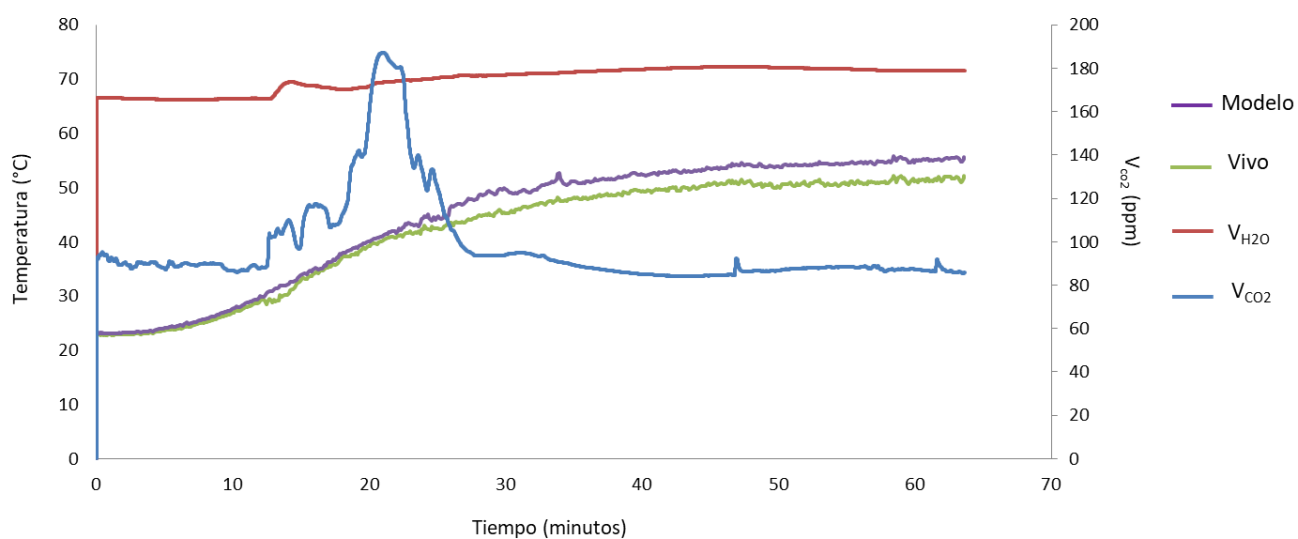




ONTHOPHAGUS AFF. BUCULUS

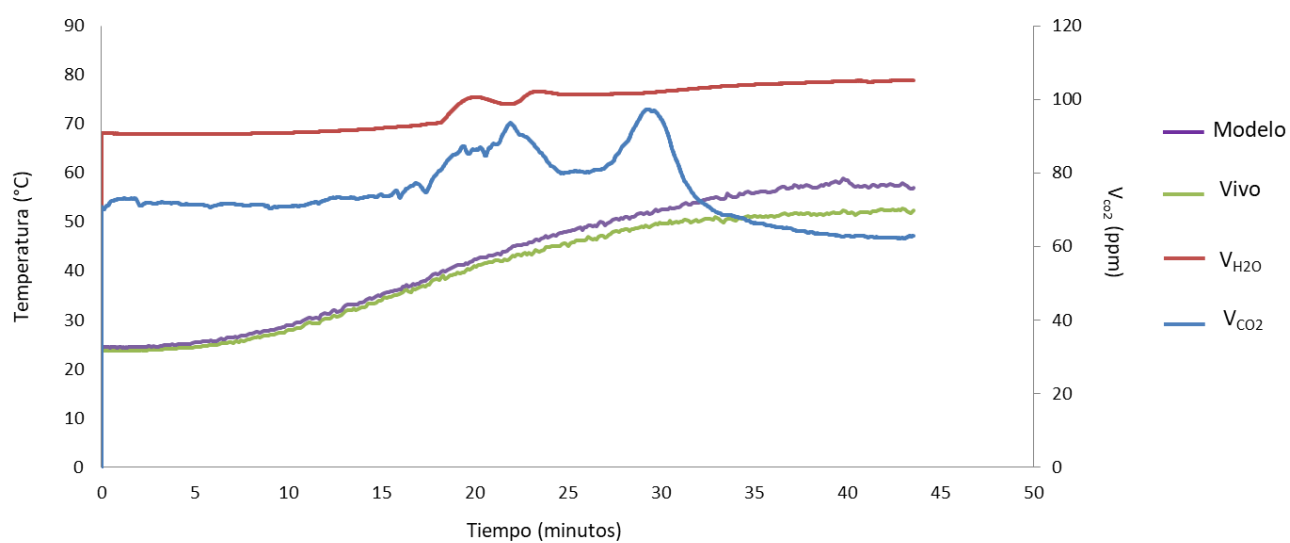


ONTHOPHAGUS CATHARINENSIS

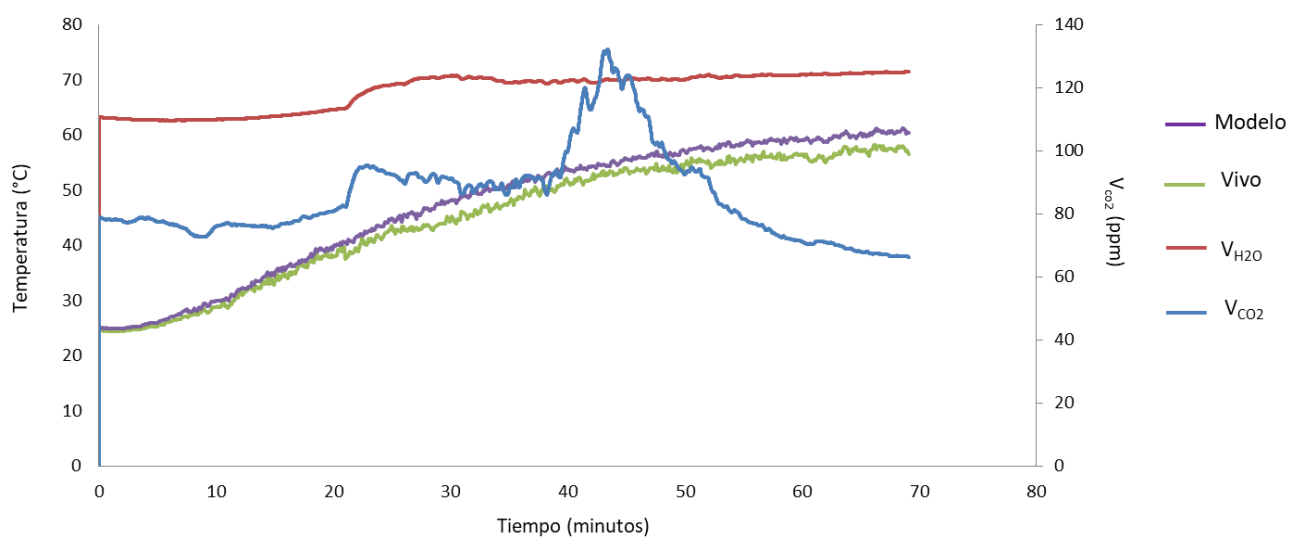




ONTHOPHAGUS TRISTIS



SCYBALOCANTHON NIGRICEPS



The background of the entire page is a photograph of a dung beetle (Scarabaeinae) on a textured, light-brown soil surface. The beetle is positioned in the upper half of the frame, facing right, with its legs and antennae visible. The lighting is soft, creating a warm, orange-toned atmosphere.

V DIVERSIDAD FUNCIONAL ASOCIADA AL DISTURBIO ANTRÓPICO

Parte del capítulo publicado como:
Giménez Gómez V.C, Verdú J.R, Guerra
Alonso C y Zurita G.A. 2018. Relationship
between land uses and diversity of dung
beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in
the southern Atlantic forest of Argentina:
which are the key factors?. Biodiversity
and Conservation, 27, 3201-3213



V.1 INTRODUCCIÓN

Los cambios en el uso del suelo afectan los patrones de diversidad biológica y repercuten directa o indirectamente sobre el bienestar humano, ya que comprometen el funcionamiento de los ecosistemas y su capacidad de generar servicios esenciales para la humanidad (Stokstad 2005, Díaz *et al.* 2006). El enfoque más utilizado para asociar el disturbio antrópico con cambios en la diversidad ha sido a través de la riqueza de especies (Pineda *et al.* 2005, Scheffler 2005, Quintero y Roslin 2005, Nichols *et al.* 2007, Hernández y Vaz-de-Mello 2009, Filloy *et al.* 2010, Zurita y Bellocq 2012, Hernández *et al.* 2014, Filgueiras *et al.* 2015, Da Silva y Hernández 2015). Si bien los cambios en la riqueza de especies brindan información importante, más recientemente comenzó a considerarse otro aspecto de la diversidad, la “diversidad funcional”, como un mejor estimador del impacto de la actividad humana sobre el funcionamiento de los ecosistemas (Grime 1998, Chapin *et al.* 2000, Díaz y Cabido 2001, Tilman 2001, Hooper *et al.* 2005, Díaz *et al.* 2007a, Hillebrand y Matthissen 2009, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017). Como se mencionó en la introducción general, la diversidad funcional puede definirse como “el valor, rango, distribución y abundancia relativa de los rasgos funcionales de los organismos que componen un ecosistema” (Díaz *et al.* 2007a). La gran mayoría de los autores sostenía que la diversidad de especies y la diversidad funcional eran dependientes una de la otra (Srivastava y Vellend 2005). De este modo se utilizaba la diversidad de especies como *proxy* de la diversidad funcional, principalmente cuando se trataba de decisiones asociadas a la conservación (Srivastava y Vellend 2005, Bowker *et al.* 2008, Smyth *et al.* 2009). Sin embargo, estudios recientes han mostrado que, en algunos casos, esta relación no siempre es directa y que las respuestas pueden ser muy distintas de acuerdo a cada caso en particular (Mayfield *et al.* 2010). Por ejemplo, puede suceder que ante un aumento de la diversidad de especies la diversidad funcional disminuya o que ante una reducción de la diversidad de especies la diversidad funcional aumente (Suding y Goldberg 2001, Cramer *et al.* 2008).

La diversidad funcional es un aspecto de la biodiversidad que asume que existen diferentes rasgos funcionales, es decir, características fenotípicas (morfológicas, etológicas y/o fisiológicas) medibles a nivel individual que influyen en el crecimiento, reproducción y supervivencia (rasgos de respuesta) y/o en los efectos de dicho organismo en el ecosistema (rasgos de efecto) (Lavorel y



Garnier 2002, Cornelissen *et al.* 2003, Naeem y Wright 2003, Solan *et al.* 2004, Violle *et al.* 2007). Al tener en cuenta los aspectos ecofisiológicos, morfológicos y de estrategias de vida de las especies, los rasgos funcionales ofrecen la posibilidad de unir dos aspectos muy importantes: procesos biológicos fundamentales y dinámica de comunidades (McGill *et al.* 2006, Westoby y Wright 2006). Cada valor (o estado) que toma un rasgo funcional se denomina atributo (Lavorel *et al.* 1997, Violle *et al.* 2007), por lo tanto un mismo rasgo puede tener muchos atributos (continuos o discretos). La diversidad funcional analiza el grado de las diferencias (por ejemplo en la forma de usar los recursos) y mide la distribución y variedad de funciones que los organismos realizan en el ecosistema, considerando tanto la complementariedad como la redundancia funcional de las especies que coexisten (Díaz y Cabido 2001, Petchey y Gaston 2006, Poff *et al.* 2006, Weiher 2011). La complementariedad es el grado de disimilitud en los rasgos funcionales de las especies mientras que la redundancia es la presencia de más de una especie que pertenecen al mismo grupo funcional (Mayfield *et al.* 2010). A su vez, un grupo funcional puede definirse como un conjunto de especies que poseen una historia de vida similar de tal manera que pueden hacer uso de los recursos de manera equivalente (Steneck 2001, Tilman 2001) y comparten respuestas ante factores ambientales o efectos similares sobre el funcionamiento de los ecosistemas (Lavorel *et al.* 1997, Díaz y Cabido 2001).

La diversidad funcional puede ser cuantificada como el número de niveles tróficos, de grupos funcionales, de ciclos de vida, de recursos utilizados por las especies, o por medio de métodos multivariados que resumen la variabilidad funcional (Schleuter *et al.* 2010). Desde el enfoque de los métodos multivariados existen dos aproximaciones para estimar la diversidad funcional: **discretas**, que considera la riqueza de grupos funcionales, y las **continuas** que consideran la medición de la diversidad funcional a partir de índices (Petchey y Gaston 2006). Ambas aproximaciones se basan en la selección de rasgos que, en la mayoría de los casos, son ecológicamente significativos para las relaciones de los organismos con su entorno biótico y abiótico y con la capacidad de respuesta ante diferentes presiones selectivas (Díaz *et al.* 2002) y no se correlacionan entre ellos (Naeem y Wright 2003). La principal desventaja de la aproximación discreta radica en que la conformación de los grupos funcionales es, en la mayoría de los casos, arbitraria (Casanoves *et al.* 2011). Por otro lado, la aproximación por índices funcionales también tiene sus limitaciones principalmente relacionadas al resumir la información de múltiples rasgos en una sola medida (Petchey y Gaston 2006).



Hasta el momento se han publicado una gran cantidad de estudios evaluando la relación entre disturbio antrópico y diversidad funcional de distintos grupos taxonómicos (Slade *et al.* 2007, Wertz *et al.* 2007, Flynn *et al.* 2009, Biswas y Mallik 2010, Villéger *et al.* 2010, Gerisch *et al.* 2012, Carreño-Rocabado *et al.* 2012, Liu *et al.* 2014). En comparación a otros grupos taxonómicos, la mayor parte de estos trabajos se focalizaron en plantas (Chapin *et al.* 1993, Díaz *et al.* 1999, Walker *et al.* 1999, Díaz y Cabido 2001, Lavorel y Garnier 2002). En el grupo de estudio de esta tesis (coleópteros de suelo) se han publicado trabajos donde se compara la diversidad funcional entre diferentes ambientes (Larsen *et al.* 2007, Barragán *et al.* 2011, Gerisch *et al.* 2012, Nichols *et al.* 2013, Campos y Hernández 2015, Kenyon *et al.* 2016, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017); pero en la mayoría de los casos el número de rasgos utilizados ha sido bajo (menor a 10) y concentrados en los rasgos morfológicos y/o etológicos, dejando de lado otros rasgos que son de suma importancia para caracterizar a la diversidad funcional, como son los rasgos fisiológicos. En el caso de los coleópteros copro-necrófagos se ha visto que éstos son muy sensibles a los cambios en las condiciones ambientales (Sowig 1995, Duncan y Byrne 2000, Nichols *et al.* 2007, 2009, Gardner *et al.* 2008), por lo que se considera de gran relevancia incluir el conjunto de rasgos fisiológicos en los estudios de diversidad funcional.

En el Bosque Atlántico del Alto Paraná, pocos estudios han asociado la diversidad funcional de coleópteros copro-necrófagos con el disturbio antrópico (Audino *et al.* 2014, Campos y Hernández 2015, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017). Debido a la gran diversidad de coleópteros copro-necrófagos en la región (más de 100 especies; Audino *et al.* 2014, Da Silva y Hernández 2015, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017), el rol central que tienen en el funcionamiento de los ecosistemas (Hanski y Cambefort 1991, Andresen y Feer 2005, Nichols *et al.* 2008, Verdú *et al.* 2017) y su sensibilidad al disturbio (Verdú *et al.* 2007b, Gardner *et al.* 2008, Tonelli *et al.* 2017), consideramos de suma relevancia profundizar en el estudio de cambios en la diversidad funcional. El objetivo de este capítulo es estudiar los cambios en diversidad funcional ante el disturbio del ambiente natural mediante una matriz de rasgos funcionales que incluye rasgos morfológicos, etológicos y fisiológicos. Cada uno de los rasgos utilizados se encuentra asociado directa o indirectamente a funciones ecosistémicas de los coleópteros copro-necrófagos.



La **hipótesis general** que se pone a prueba en este capítulo es que la diversidad funcional cambia con la intensidad (definida como el cambio en condiciones bióticas y abióticas en relación al ambiente natural) del disturbio antrópico. Para poner a prueba esta hipótesis se medirá y comparará la diversidad funcional entre el ambiente natural y cuatro ambientes que representan diferente nivel de disturbio, esperando que aquellos ambientes con mayor grado de disturbio presenten menor diversidad funcional. Adicionalmente se comparará la diversidad funcional pero teniendo en cuenta los grupos de rasgos por separado (morfológicos, fisiológicos y etológicos), para explorar si la misma cambia (o no) de manera acoplada entre sí y con el patrón general.

V.2 METODOLOGÍA

Diseño de muestreo para caracterizar la riqueza de especies

- DISEÑO DE MUESTREO

En los sitios de muestreo antes descritos (bosque nativo, plantación madura de pinos, parquizado, silvopastoril y potrero para ganadería) se realizó un muestreo a campo para caracterizar la diversidad taxonómica de especies y posteriormente, estimar y comparar la diversidad funcional. El muestreo consistió en una grilla de 150 m x 150 m en cada uno de los **sitios** de muestreo (réplica) (25 réplicas en total, cinco en el bosque nativo y cinco en cada uno de los usos de la tierra) (**FIGURA 21**). Cada grilla estuvo formada por 16 trampas de captura muerta, separadas por 50 m para minimizar la interferencia (16 trampas x 25 sitios = 400 trampas) (Larsen y Forsyth 2005, Tshikae *et al.* 2013). De las 16 trampas ocho fueron cebadas con heces de humano y ocho con carroña de vertebrado; estos cebos seleccionados son los más utilizados para capturar especies de coleópteros necrófagos y coprófagos (Halffter y Mattherws 1966, Spector 2006). El muestreo fue realizado en cuatro períodos, cada uno de 72 h, en los cuáles se colectó el material y se renovó el cebo. Todas las muestras fueron preservadas en alcohol al 70% hasta su posterior procesamiento. Los individuos colectados fueron depositados en la Colección Scarabaeidae del Instituto de Biología Subtropical- Iguazú (IBSI Sca), Misiones, Argentina.

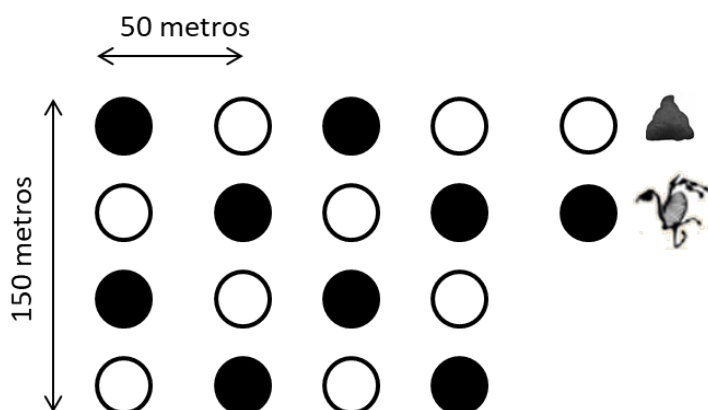


FIGURA 21. *Diseño de muestreo para caracterizar la diversidad taxonómica en el Bosque Atlántico del Alto Paraná. El diseño consistió en una grilla de 150 m x 150 m en la cual se colocaron 16 trampas de caída para captura muerta separadas entre sí por 50 m. Las trampas fueron cebadas con dos tipos de cebos principales que los coleópteros copro-necrófagos consumen y están representadas en esta figura por el color de los círculos: círculo negro = carroña y círculo blanco = heces humanas.*

• CRITERIO DE SELECCIÓN DE ESPECIES

La selección de especies utilizadas para estimar la diversidad funcional se hizo en base al muestreo de diversidad taxonómica descrito anteriormente. A partir de este muestreo se seleccionaron aquellas especies que presentaron una abundancia $\geq 0.1\%$ por ambiente. Sumado a esto, fueron consideradas otras especies que no cayeron en este muestreo de diversidad taxonómica pero sí en el muestreo de nicho trófico descrito en el Capítulo III. Esta selección, basada principalmente en abundancia, era necesaria para garantizar un tamaño de muestra por especie lo suficientemente alto para poder determinar todos los rasgos funcionales seleccionados.

Cálculo de la diversidad funcional y análisis de datos

• CARACTERIZACIÓN DE RASGOS FUNCIONALES

Cada una de las especies seleccionadas fue caracterizada por 40 rasgos funcionales, entre los que se consideraron: 20 rasgos morfológicos asociados al cuerpo, 10 rasgos morfológicos asociados a las piezas bucales, un rasgo asociado a la alimentación, un rasgo asociado a la nidificación, un



rasgo asociado a la actividad y siete rasgos asociados al límite térmico, endotermia y termorregulación. Esta selección de rasgos se hizo a partir de una matriz creada por el Dr. José R. Verdú para el grupo de estudio y todos los rasgos evaluados están asociados (directa o indirectamente) con el enterramiento de materia orgánica (función ecosistémica). La medición de cada uno de los rasgos funcionales, acompañada por su potencial significancia biológica, se detalla en la sección de material suplementario **METODOLOGÍA MSM V-1**. Para el caso de los rasgos morfológicos asociados al cuerpo (20) se midieron 10 individuos en todos los casos. Para evitar sesgos asociados al dimorfismo sexual que presentan algunas de las especies, en todos los casos se utilizaron sólo hembras para las medidas; y, a pesar de ser simétricos, siempre las medidas fueron tomadas del mismo lado. Para el caso de los rasgos morfológicos asociados al aparato bucal (10) se midieron cinco individuos en todos los casos y se trabajó siempre con la misma mandíbula para homogeneizar (mandíbula con muela convexa). Para la medición de longitudes y áreas sobre las imágenes se empleó el programa libre Imagej que permite medir directamente cualquier distancia entre dos puntos o estimar áreas a través de polígonos trazados por el investigador (Tonelli 2017). Finalmente, para el caso de las medidas fisiológicas se utilizaron diferentes números de individuos por especie, pero intentando mantener un mínimo de seis individuos por especie.

- **CRITERIO DE SELECCIÓN DE RASGOS**

De todos los rasgos medidos, 40 en total, se seleccionaron sólo aquellos que no correlacionaban más de 0.7 con la biomasa para reducir los efectos de alometría (Naeem y Wright 2003). En algunos casos, y teniendo en cuenta su importancia ecológica, se consideraron rasgos que presentaron una correlación alta con la biomasa; en este caso para reducir el efecto de alometría se utilizaron los residuos de la relación entre el rasgo y la biomasa. El cálculo de los residuos se realizó a través de la ecuación de alometría $y = bx^a$, donde y es el rasgo morfométrico (variable dependiente), x es la biomasa (variables independiente) y a y b los coeficientes alométricos (Smith 1980, LaBarbera 1989, Futuyama 1998). Para esto último se utilizó el paquete 'vegan' de R (Oksanen 2018).

- **ANÁLISIS DE DATOS**

Para estimar la diversidad funcional de cada uno de los ambientes (bosque nativo, plantación madura de pino, parquizado, silvopastoril y potrero para ganadería) se utilizaron seis índices



funcionales multirasgos, que miden diferentes aspectos de la comunidad de coleópteros copro-necrófagos: **FDc** (riqueza funcional teniendo en cuenta todas las especies de la comunidad), **wFDc** (riqueza funcional teniendo en cuenta todas las especies de la comunidad y ponderado por la abundancia), **FEve** (equidad funcional), **FDis** (dispersión funcional), **FDiv** (divergencia funcional), **FSpe** (especiación funcional). FDc es un estimador de la riqueza funcional basado en una matriz de distancias calculada con un valor para cada rasgo y especie de la comunidad, sin considerar la abundancia de las mismas (Petchey y Gaston 2006); wFDc es análogo al anterior pero se calcula como la longitud total de las ramas del dendrograma resultante usando todas las especies de la comunidad e incluyendo sus abundancias (Pla *et al.* 2008); FEve mide la regularidad con que las especies se distribuyen en el espacio de los rasgos, considerando su abundancia (Villéger *et al.* 2008); FDis es la distancia promedio de cada especie al centroide de la comunidad en el espacio de los rasgos, teniendo en cuenta la abundancia para el cálculo del centroide (centroide ponderado) (Laliberté y Legendre 2010); FDiv cuantifica la dispersión de los valores de los rasgos en el espacio multivariado, teniendo en cuenta la abundancia (Villéger *et al.* 2008); y FSpe muestra como especies generalistas o especialistas tienden a incrementar sus abundancias (Villéger *et al.* 2010). Todos estos índices están basados en el concepto de nicho funcional, que es análogo al concepto de nicho ecológico (Rosenfeld 2002, Villéger *et al.* 2008), los dos primeros son índices unidimensionales y los otros cuatro multidimensionales. Dado que se ha visto que los índices multirasgos que no tienen en cuenta la abundancia de las especies no son tan buenos predictores de respuesta funcional como los que sí la tienen en cuenta (Gagic *et al.* 2015), se decidió utilizar wFDc teniendo en cuenta la abundancia para luego comparar la respuesta con FDc. Adicionalmente se estimó la riqueza (S) a partir del total de especies que cayeron en cada una de las réplicas de los diferentes ambientes, para luego poder comparar con los resultados obtenidos de riqueza funcional sin abundancias (FDc) y evaluar si ambas medidas están correlacionadas, utilizando el coeficiente de correlación de Spearman.

La estimación de los índices, para cada ambiente, fue realizada a través del software libre FDiversity (Casanoves *et al.* 2010) teniendo en cuenta todos los rasgos juntos (morfológicos, etológicos y fisiológicos) y utilizando la distancia de Gower (Gower 1971) dado que se consideraban tanto rasgos continuos como categóricos. Los resultados de los índices unidimensionales (FDc y wFDc) fueron comparados estadísticamente entre ambientes (utilizando los valores de las réplicas



de cada ambiente) por medio de análisis de varianza (ANOVA) (previamente comprobada su normalidad) y análisis a posteriori de Fisher's LSD. Por otro lado, los resultados de los índices multidimensionales (FEve, FDis, FDiv y FSpe) no fueron estadísticamente comparados entre ambientes por separado sino que fueron incluidos todos juntos en un análisis multivariado (MANOVA) que tiene mayor capacidad de discriminar al incluir varias variables. Este último análisis también incluyó un análisis a posterior (Prueba de Holling) para comparar entre ambientes. Finalmente para comparar la riqueza entre ambientes fue utilizado un Modelo Lineal General. Estos últimos análisis fueron realizados con el software libre INFOSTAT (Di Rienzo *et al.* 2016).

Por último se compararon los índices unidimensionales (FDc y wFDc) teniendo en cuenta cada grupo de rasgos por separado: rasgos morfológicos, etológicos y fisiológicos, para ver la respuesta de cada grupo y compararlo con el patrón general. En todos los casos se seleccionaron las distancias correspondientes a cada conjunto de datos utilizando distancias de Gower (Gower 1971), cuando se consideraban tanto rasgos continuos como categóricos (conjunto de rasgos morfológicos y etológicos), y Euclidean cuando sólo se consideraban rasgos continuos (conjunto de rasgos fisiológicos).

V.3 RESULTADOS

Diversidad taxonómica, selección de especies y de rasgos funcionales

Se colectaron 14.712 individuos correspondientes a 47 especies, 27 de las cuáles fueron capturadas en bosque nativo, 24 en plantación madura de pinos, 31 en parquizado, 24 en silvopastoril y 19 en potrero para ganadería (TABLA MST V-1). De acuerdo a los criterios establecidos, se seleccionaron 21 especies (resaltadas con negrita en TABLA MST V-1) y se le sumaron tres especies más que consideramos importantes del muestreo de nicho trófico: *Canthon smaragdulus* Fabricius, *Deltochilum morbillosum* Burmeister y *Scybalocanthon nigriceps* Martínez. En total, 24 especies fueron utilizadas para estimar la diversidad funcional a través de los rasgos funcionales.



De acuerdo a la selección de rasgos funcionales (correlación con la biomasa < 0.7), de los 40 rasgos medidos se seleccionaron 19 rasgos por el criterio de correlación y 3 por el criterio de ser biológicamente relevantes. Entonces, en total 22 rasgos fueron considerados para los análisis: 12 morfológicos, tres etológicos y siete fisiológicos (TABLA MST V-2).

Comparación de la diversidad funcional

- **CONSIDERANDO TODOS LOS RASGOS**

Al comparar los índices de diversidad funcional unidimensionales y la riqueza de especies entre ambientes, y teniendo en cuenta todos los rasgos (morfológicos, etológicos y fisiológicos), se obtuvo que existe diferencia significativa entre ambientes tanto en diversidad funcional (**FDc**: $F = 6.47$, $p = 0.0017$; **wFDc**: $F = 5.56$, $p = 0.0035$) como en riqueza de especies (**S**: $F = 4.77$, $p = 0.0072$). En ambos casos, el bosque nativo y los ambientes con cobertura de dosel presentaron valores mayores en relación al potrero (FIGURA 22). Si bien se esperaba un gradiente de disminución, se observó una respuesta dicotómica donde los ambientes con cobertura de dosel tuvieron similar diversidad funcional y de especies y los potreros menor.

Los resultados del análisis multivariado muestran que hay diferencias significativas entre ambientes ($F = 10.84$, $p < 0.0001$), y los ambientes se dividen en tres grupos: a) ambientes con cobertura de dosel y sin ganado (bosque nativo- plantación madura de pino), b) ambientes con cobertura de dosel y con ganado (parquizado-silvopastoril) y c) ambiente sin cobertura de dosel y con ganado (potrero para ganadería) (TABLA 4). De acuerdo a los valores promedios de las variables consideradas (FEve, FDis, Fdiv y FSpe), que indican el efecto que tiene cada una de ellas sobre la separación de los grupos, el grupo de ambientes con cobertura de dosel y sin ganado (bosque nativo y plantación madura de pino) se separa del grupo de ambientes con cobertura de dosel y ganado (parquizado y silvopastoril) por tener un mayor efecto de la **FDis** (las especies presentan diferente abundancia relativa y el centroide, valor de abundancia ponderado entre todas las especies, se desplaza hacia las especies más abundantes en el espacio de los rasgos) y el grupo que incluye al ambiente sin cobertura de dosel y sin ganado (potrero para ganadería) se separa del resto



de grupos por tener un mayor efecto de la **FDiv** y **FSpe** (mayor dispersión de sus rasgos de acuerdo a su abundancia y mayor abundancia de especies especialistas sobre las generalistas).

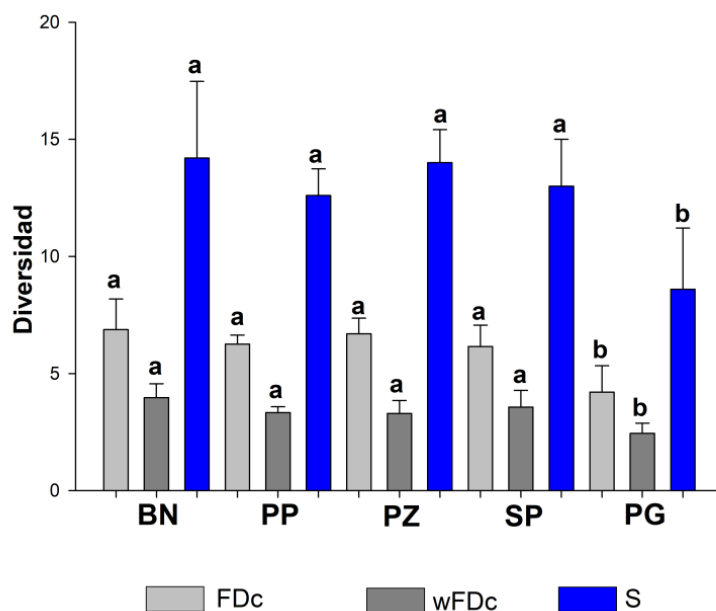


FIGURA 22. Comparación de diversidad funcional y riqueza de especies entre el bosque nativo (BN) y diferentes usos de la tierra: plantación madura de pino (PP), parqueizado (PZ), silvopastoril (SP) y potrero para ganadería (PG). Las barras grises claras representan al índice de diversidad funcional no ponderado FDc (community-based functional diversity), las barras grises oscuras al índice de diversidad funcional ponderado por la abundancia wFDc (weighted community-based functional diversity) y las azules a la riqueza de especies. Sobre las barras, medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$) (Prueba de Fisher's LSD).



TABLA 4. Resultados del análisis multivariado teniendo en cuenta los resultados de los índices multidimensionales (FEve equidad funcional, FDis dispersión funcional, FDiv divergencia funcional y FSpe especiación funcional) para comparar entre el bosque nativo y diferentes usos de la tierra en el Bosque Atlántico del Alto Paraná, Argentina. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$) (Prueba de Hotelling, MANOVA). En la tabla se presentan los valores medios de cada variable para cada ambiente y luego, resaltado en negrita, el valor promedio (indicado en todos los casos como “prom”) para cada una de las variables teniendo en cuenta los grupos de ambientes que resultan del análisis multivariado (resaltado en negrita).

	BOSQUE NATIVO	PLANTACIÓN DE PINO	PARQUIZADO	SILVOPASTORIL	POTRERO PARA GANADERÍA
FEve	0.55	0.40	0.47	0.51	0.56
FEve prom	0.47		0.49	0.56	
FDis	3.60	3.09	2.62	3.16	3.12
FDis prom	3.34		2.89	3.12	
FDiv	0.74	0.66	0.69	0.76	0.87
FDiv prom	0.70		0.72	0.87	
FSpe	4	3.70	3.58	3.79	5.30
FSpe prom	3.85		3.68	5.30	
Multivariado	a	a	b	b	c

• CONSIDERANDO SOLO RASGOS MORFOLÓGICOS

Se obtuvieron diferencias entre ambientes, tanto en diversidad funcional sin tener en cuenta abundancias (**FDC**: $F = 9.13$, $p = 0.0020$) como teniendo en cuenta abundancias (**wFDC**: $F = 6.45$, $p = 0.0017$) (**FIGURA 23A**). De acuerdo a estos resultados, al considerar la diversidad funcional sin abundancias se observa que todos los ambientes con cobertura de dosel (bosque nativo, plantación de pino, parqueizado y silvopastoril) presentan valores similares y mayores que el potrero para ganadería; mientras que al considerar la diversidad funcional con abundancias se observa que el



bosque presenta el mayor valor, el potrero para ganadería el menor y el resto de ambientes valores intermedios.

- **CONSIDERANDO SÓLO RASGOS ETOLÓGICOS**

Se obtuvieron diferencias entre ambientes, tanto en diversidad funcional sin tener en cuenta abundancias (**FDc**: $F = 12.43$, $p < 0.0001$) como teniendo en cuenta abundancias (**wFDc**: $F = 13.08$, $p < 0.0001$) (**FIGURA 23B**). De acuerdo a estos resultados, al considerar la diversidad funcional sin abundancias se observa que todos los ambientes con cobertura de dosel (bosque nativo, plantación de pino, parqueizado y silvopastoril) presentan valores similares y mayores que el potrero para ganadería; mientras que al considerar la diversidad funcional con abundancias se observa que el bosque presenta el mayor valor, el potrero para ganadería el menor y el resto de ambientes valores intermedios.

- **CONSIDERANDO SÓLO RASGOS FISIOLÓGICOS**

Se obtuvieron diferencias entre ambientes, tanto en diversidad funcional sin tener en cuenta abundancias (**FDc**: $F = 3.47$, $p = 0.0261$) como teniendo en cuenta abundancias (**wFDc**: $F = 4.72$, $p = 0.0076$) (**FIGURA 23C**). En ambos casos, todos los ambientes con cobertura de dosel presentaron valores similares y mayores que el potrero para ganadería, que presentó el valor más bajo.

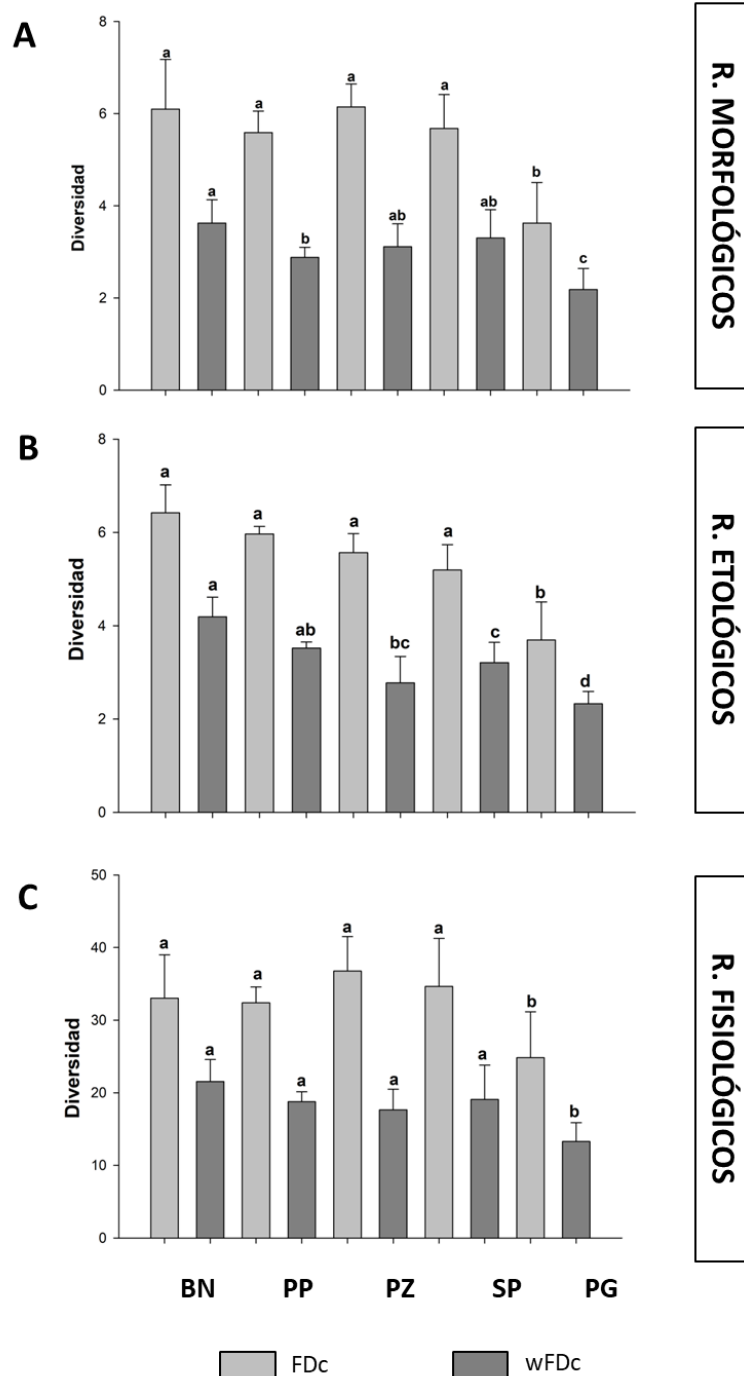


FIGURA 23. Comparación de diversidad funcional entre el bosque nativo (BN) y diferentes usos de la tierra: plantación madura de pino (PP), parquizado (PZ), silvopastoril (SP) y potrero para ganadería (PG); teniendo en cuenta diferentes grupos de rasgos: A) rasgos morfológicos, B) etológicos y C) fisiológicos. Las barras grises claras representan el índice de diversidad funcional FDc que no considera las abundancias (community-based functional diversity) y las grises oscuras al índice wFDc que tiene en cuenta las abundancias (weighted community-based functional diversity). Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0.05$) (Prueba de Fisher's LSD).



V.4 DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

De acuerdo a la hipótesis planteada, que establece que a mayor disturbio del ambiente menor es la diversidad funcional, esperábamos que los ambientes más disturbados (definidos en cuanto a su pérdida de cobertura de dosel) fueran los que menor diversidad funcional presentaran. Los resultados obtenidos apoyan lo esperado, ya que el potrero para ganadería fue el ambiente que presentó la menor diversidad funcional. Estos resultados coinciden con lo obtenido en otros estudios realizados en el Bosque Atlántico (Audino *et al.* 2014, Campos y Hernández 2015, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017) y en otras regiones neotropicales (Andresen 2003, Larsen *et al.* 2007, Navarrete y Halffter 2008, Barragán *et al.* 2011) con coleópteros copro-necrófagos. La diferencia principal entre estos estudios y el realizado en esta tesis, es la cantidad y variedad de rasgos funcionales considerados para estimar la diversidad funcional. Estudios previos consideraron principalmente rasgos asociados al tamaño (biomasa) y al comportamiento (patrones de nidificación y actividad diaria); en esta tesis se han utilizado no solo la biomasa y rasgos etológicos, sino también otros rasgos morfológicos y fisiológicos. El uso de rasgos fisiológicos es de gran relevancia ya que nunca antes habían sido utilizados en estudios de diversidad funcional en coleópteros copro-necrófagos y dado que se conoce que el grupo de estudio es sensible a los cambios en las condiciones climáticas, su inclusión podría ayudar a comprender de manera más profunda los mecanismos de respuesta al disturbio de los coleópteros copro-necrófagos (Sowig 1995, Duncan y Byrne 2000, Nichols *et al.* 2007, Gardner *et al.* 2008).

Considerando todos los rasgos funcionales

Los resultados de diversidad funcional, utilizando índices unidimensionales, coinciden con los resultados obtenidos de riqueza de especies (S); en donde los ambientes con cobertura de dosel tienden a mantener la riqueza de especies y la diversidad funcional con respecto al bosque nativo, mientras que ambientes sin cobertura de dosel (potrero para ganadería) tienden a reducirla. El hecho de que los cambios en riqueza de especies y diversidad funcional coincidan da una idea de que ambas están altamente correlacionadas y esto se asocia al valor elevado del coeficiente de



correlación obtenido entre riqueza y diversidad funcional sin considerar abundancia ($R = 0.98$). De acuerdo a estos resultados, encontrados previamente en otros trabajos (Micheli y Halpern 2005, Heino 2008, Bihn *et al.* 2010, Mayfield *et al.* 2010, Mouchet *et al.* 2010, Biswas y Mallik 2011, Lohbeck *et al.* 2012), se podría concluir que la riqueza de especies constituye un buen *proxy* para evaluar la diversidad funcional y, a su vez, que la diversidad funcional podría ser utilizada como una medida de diversidad para investigar el comportamiento de los ensamblajes bajo ciertas situaciones de disturbio (Larsen *et al.* 2005, Mayfield *et al.* 2010, Biswas y Mallik 2011, Cadotte *et al.* 2011). En el caso de usos de la tierra que mantienen la cobertura de dosel, así como también la riqueza de especies y diversidad funcional con respecto al bosque nativo, el resultado podría estar asociado a una mayor redundancia funcional y menor complementariedad funcional debido a que hay especies del bosque nativo que se pierden y otras que se ganan y la diversidad funcional se mantiene (Gagic *et al.* 2015). Dado que la redundancia funcional es esencial para mantener las funciones ecosistémicas en un ambiente (Naeem y Wright 2003, Cadotte *et al.* 2011, Tsianou y Kallimanis 2016), estos ambientes con cobertura de dosel podrían mantener su funcionalidad en relación al proceso de enterramiento de materia orgánica realizado por los coleópteros copro-necrófagos. Por el otro lado, en el caso del ambiente sin cobertura de dosel, donde se observa una reducción tanto de la riqueza de especies como de la diversidad funcional con respecto al bosque nativo, el resultado podría estar asociado a una mayor complementariedad funcional y menor redundancia funcional (Tonelli 2017). Dado que en este caso la pérdida de especies conlleva a una pérdida de funciones en el ecosistema y que la pérdida de redundancia funcional es un indicador de pérdida de resiliencia en el sistema (Laliberté *et al.* 2010), estos ambientes podrían no mantener su sustentabilidad a mediano y largo plazo. Frente a este patrón, la cobertura de dosel juega un rol principal en los cambios de diversidad funcional de las especies de coleópteros copro-necrófagos y por lo tanto la conservación de la misma se considera de gran importancia para mantener la diversidad de estos coleópteros.

Por otro lado el análisis multivariado divide a los ambientes en tres grupos y no en dos como el univariado (con FDc o wFDc): a) ambientes con cobertura de dosel sin ganado, b) ambientes con cobertura de dosel con ganado y c) ambiente sin cobertura de dosel con ganado. La principal diferencia con el análisis univariado es que en este caso los ambientes con cobertura de dosel se dividen entre los que tienen ganado y los que no. Este patrón obtenido coincide, en parte, con los



resultados obtenidos teniendo en cuenta sólo el conjunto de rasgos morfológicos o sólo los etológicos. El efecto del ganado en este análisis podría estar asociado, por un lado, a los cambios en la estructura del suelo (compactación por pisoteo) y por otro al uso de antiparasitarios. Con respecto a los cambios en la estructura del suelo, las especies que no utilizan los potreros para ganadería son, en su mayoría, telecópidas; en general este grupo de especies prefiere suelos despejados, blandos y arenosos para llevar a cabo sus actividades (Nichols *et al.* 2013, De Farias y Hernández 2017). Dado que en los ambientes con cobertura de dosel y ganado estudiados la estructura del suelo cambia, ya sea porque está cubierto de acículas (silvopastoril) (Nichols *et al.* 2013) o producto del pisoteo del ganado (silvopastoril y parquizado) (Kumbasli *et al.* 2010, Davis *et al.* 2004), éste grupo de especies se verían limitadas también. En el caso del efecto de los antiparasitarios, es conocido que los mismos afectan tanto la fisiología como el comportamiento de coleópteros copro-necrófagos (Verdú *et al.* 2018) provocando cambios en la actividad motora y sensorial (Verdú *et al.* 2015), alterando la fisiología reproductiva (Martínez *et al.* 2017) y produciendo la muerte tanto en fase larva como adulta (Wardhaugh y Rodríguez-Menendez 1988, Krüger y Scholtz 1997, Iwasa *et al.* 2007); por lo tanto las especies cuya principal fuente de recurso es el estiércol, y que poseen estructuras bucales adaptadas para alimentarse de ese recurso, se ven fuertemente afectadas por el efecto de los antiparasitarios. Teniendo en cuenta estos resultados y los discutidos anteriormente, se sugiere que si bien el principal factor que limita el uso de ambientes abiertos con ganado es la pérdida de cobertura de dosel (discutido arriba), la presencia de ganado también estaría jugando un rol importante en la pérdida de diversidad, ya sea por los cambios en la estructura del suelo como por el uso de antiparasitarios.

Considerando rasgos funcionales individualmente

De acuerdo a los resultados obtenidos para cada grupo de rasgos individuales se observó que la respuesta puede ser diferente dependiendo si se tiene en cuenta, o no, la abundancia de las especies. Si no se tiene en cuenta (FDC), el resultado de la comparación de la diversidad funcional es el mismo para los tres grupos de rasgos y similar al observado para el conjunto de todos los rasgos: todos los ambientes con cobertura de dosel (bosque nativo, plantación de pino, parquizado



y silvopastoril) presentan similar y mayor diversidad funcional que el ambiente sin cobertura de dosel (potrero para ganadería). Si en cambio, la abundancia es tenida en cuenta (wFDc), se observa que el conjunto de rasgos morfológicos y etológicos responden de manera similar, y diferente a los fisiológicos. Si bien en los tres casos (teniendo en cuenta cada uno de los grupos de rasgos por separado) el bosque nativo presenta los valores más altos de diversidad funcional y el potrero para ganadería el más bajo, los ambientes intermedios (plantación madura de pino, parquizado y silvopastoril) no presentan un patrón homogéneo; para el caso de rasgos morfológicos y etológicos presentan valores intermedios y para el caso de rasgos fisiológicos valores similares al bosque nativo. Por lo tanto, y de acuerdo al trabajo de Gagic *et al.* (2015), los índices que sólo se basan en presencia/ausencia de especies son muy pobres a la hora de predecir respuestas funcionales en organismos terrestres en relación a los índices que consideran la abundancia. En base a esto a continuación se discuten los resultados para cada grupo de rasgos teniendo en cuenta el índice que incluye abundancia.

Para el conjunto de rasgos morfológicos y etológicos, el resultado (mayor diversidad funcional en el bosque nativo, menor en el potrero para ganadería e intermedio en el resto de ambientes) podría estar asociado principalmente a los diferentes patrones de nidificación (telecóprido, paracóprido o endocóprido). Se ha visto que en algunos ambientes disturbados, como la plantación madura de pinos o silvopastoril, los telecópridos (especies que ruedan la bola de alimento y nidifican superficialmente) se ven afectados ya que el sustrato (acículas de pino) dificulta mucho el traslado de la bola (Halffter y Edmonds 1982, Nichols *et al.* 2013). En otros ambientes, como los parquizados, el problema radica en que este ambiente no tiene la misma cobertura de dosel que el bosque. En algunos casos se observa que hay claros por donde ingresa la luz del sol directamente impactando en el suelo, lo que afecta tanto a los adultos (en el proceso de rodado de bolas) como al desarrollo de las larvas (las mismas dependen tanto de la temperatura como de la humedad del suelo para su desarrollo) (Halffter y Edmonds 1982, Sowig 1995, Lobo *et al.* 1998, Gardner *et al.* 2008). Finalmente en ambientes abiertos como los potreros, no sólo este grupo (telecópridos) se ve afectado por los cambios en las condiciones de microclima (mayores temperaturas y menor humedad) sino también por la compactación del suelo (De Farias y Hernández 2017) producto de la presencia de ganado. Este último factor es limitante a la hora de cavar las cuevas para hacer los nidos (Nichols *et al.* 2013) y por lo tanto dificulta la nidificación de este grupo de especies



(telecópidas). En el potrero para ganadería también el grupo de endocópidos se ven afectados, dado que nidifican sobre la fuente de alimento y al estar el alimento expuesto a altas temperaturas y baja humedad, el recurso se seca mucho más rápido que en otros ambientes (Halffter y Edmonds 1982). Todo esto podría explicar el patrón de respuesta obtenido para estos grupos de rasgos ya que de acuerdo al grado de disturbio ciertos grupos funcionales resisten mientras que otros no pueden hacerlo.

Para el conjunto de rasgos fisiológicos, el resultado (todos los ambientes con cobertura de dosel con diversidad funcional similar y mayor al ambiente sin cobertura de dosel, potrero para ganadería) podría estar asociado a los cambios en las condiciones climáticas producto de la pérdida de cobertura de dosel (Nichols *et al.* 2007, Gardner *et al.* 2008, Louzada *et al.* 2010, Da Silva y Hernández 2014). Como los coleópteros copro-necrófagos son muy sensibles fisiológicamente a estos cambios (Sowig 1995, Duncan y Byrne 2000, Nichols *et al.* 2007, 2009, Gardner *et al.* 2008), sólo especies con ciertas características fisiológicas podrían hacer uso de ambientes sin cobertura de dosel. Tal y como se analizó en el Capítulo IV, la capacidad de endotermia, los mecanismos de termorregulación y los límites térmicos superiores de los ensambles presentes en el área de estudio, caracterizan dos patrones principales ecofisiológicos que claramente definen las especies que tienen preferencia por las áreas con cobertura arbórea y las que presentan la capacidad de colonizar los ambientes expuestos a mayor radiación solar como es el caso de los potreros para ganadería. En otras palabras, los patrones fisiológicos descritos anteriormente explican que encontremos dos nichos fisiológicos muy contrastantes en los que las especies estudiadas forman dos ensambles principales: el de ambientes forestales y el de potrero (para mayor detalle ver Capítulo IV).

Conclusión

Con respecto a los análisis de diversidad funcional, se concluye que es muy importante el uso de análisis multivariados para comparar entre ambientes ya que conllevan a una explicación más precisa de los patrones observados. En nuestro caso, la inclusión del análisis multivariado nos permitió observar diferencias entre ambientes con cobertura de dosel (con y sin ganado) que no se



observaban con los análisis univariados. Sumado a esto, se resalta la importancia no sólo de tener en cuenta el número de rasgos utilizados para estimar la diversidad funcional, sino la diversidad de grupos de rasgos considerados; en términos generales mientras más grupos de rasgos se consideren, mejor es la capacidad para detectar diferencias asociadas al disturbio antrópico (Petchey y Gaston 2006, Nichols *et al.* 2013, Orlandi Laureto *et al.* 2015). Además, en los casos donde se utilicen distintos grupos de rasgos, es importante no sólo evaluar cambios de diversidad funcional considerando todo el conjunto de rasgos juntos sino también considerar cada grupo por separado. Esto último se deduce a partir de los resultados obtenidos con el índice unidimensional ponderado (wFDc); si se observa el resultado obtenido teniendo en cuenta todos los rasgos juntos, se podría concluir que todos los ambientes con cobertura de dosel conservan la diversidad funcional del ambiente natural. Sin embargo, si se comparan los resultados por grupos de rasgos, se observa un patrón diferente para el conjunto de rasgos morfológicos y etológicos.

En general, los resultados apoyan la idea de que es importante el estudio de la diversidad funcional, más allá de la diversidad de especies, ya que profundiza nuestra comprensión de los efectos del disturbio en los ecosistemas y, a largo plazo, en el bienestar de la sociedad humana (Biswas y Mallik 2011, Orlandi Laureto *et al.* 2015). Frente a la rápida pérdida de hábitats que se observa a nivel global, es esencial un enfoque basado en una comprensión profunda de los factores que determinan los cambios en diversidad funcional, para que los mismos permitan dar más sustento a las estrategias de conservación propuestas. De acuerdo a los resultados obtenidos, el principal factor que afecta la diversidad de coleópteros copro-necrófagos en el Bosque Atlántico del Alto Paraná de Argentina es la pérdida de cobertura de dosel, seguido por la presencia de ganado.



V.5 MATERIAL SUPLEMENTARIO

Metodología

- **METODOLOGÍA MSM V-1. RASGOS FUNCIONALES: PROTOCOLOS DE MEDIDA Y SU ASOCIACIÓN CON LAS FUNCIONES ECOSISTÉMICAS**

A continuación se presenta en forma detallada el protocolo de medida para cada uno de los rasgos medidos para esta tesis junto con su asociación biológica y funcional. Todos los rasgos descriptos se encuentran asociados directa o indirectamente con el enterramiento de materia orgánica que favorece el ciclaje de nutrientes, dispersión secundaria de semillas, control de plagas y reducción de gases de efecto invernadero (Andresen 2003, Gardner *et al.* 2008, Shahabuddin *et al.* 2008, Slade *et al.* 2016).

ESTIMACIÓN DE BIOMASA

1 | PESO FRESCO

La medida del peso fresco es uno de los rasgos funcionales más importantes a ser medidos debido a que está directamente correlacionada con la cantidad de recurso enterrado (Nervo *et al.* 2014, Gregory *et al.* 2015), con la tasa metabólica (Davis *et al.* 1999), con los patrones de termorregulación (Verdú *et al.* 2006) y con la competencia (Horgan y Fuentes 2005). La relación de la biomasa con estos otros rasgos define el nicho funcional de las especies, con fuerte influencia sobre la diversidad funcional (Tonelli 2017). Para la medición del peso fresco se utilizaron individuos vivos colectados en el campo y se utilizó una balanza con 0.1 mg de precisión. Se pesaron 10 individuos adultos por especie sin tener en cuenta el sexo; estos mismos individuos fueron luego utilizados para estimar la carga alar. De los 10 individuos se calculó un promedio que finalmente es el que se utilizó en la matriz de diversidad funcional.

RASGOS MORFOLÓGICOS ASOCIADOS AL CUERPO

Para la medición de los rasgos morfológicos asociados al cuerpo se tomaron tres fotos por cada individuo: una dorsal (**FIGURA MSF V-1**), una ventral (**FIGURA MSF V-2**) y una de perfil (**FIGURA MSF V-**



3). Las imágenes fueron tomadas por medio de una lupa Leica, utilizando diferentes enfoques de acuerdo al tamaño del individuo. Parte de las imágenes fueron tomadas en el Laboratorio de Entomología – IADIZA- Mendoza y parte en el Instituto de Biología Subtropical – UNaM- CONICET.

2-3 | LONGITUD TOTAL - ANCHURA MÁXIMA

La longitud y el ancho se relacionan con la biomasa de cada individuo, siendo medidas de tamaño complementarias. Permite estimar la cantidad de alimento que consume cada especie, indica la facilidad de penetración en el alimento y en el suelo al excavar, e indirectamente determina la cantidad de materia orgánica enterrada (Barragán *et al.* 2011). Además el tamaño está directamente asociado con la capacidad de las especies de dispersarse; especies más grandes recorren distancias mayores (Nichols *et al.* 2013) y esto podría estar asociado a la respuesta de las especies ante el disturbio del ambiente y por lo tanto a la diversidad (de especies y funcional) de un ambiente determinado. La longitud total fue calculada con una medida lineal desde los dientes del clípeo hasta el final del abdomen, utilizando una imagen con vista dorsal (FIGURA MSF V-1A). El ancho máximo se estimó midiendo el ancho del pronoto y de los élitros, y de acuerdo a la especie se seleccionó el mayor valor de estas dos medidas y ese fue el valor utilizado en la matriz (FIGURA MSF V-1B).

4-5 | ALTURA - ESFERICIDAD

Es una medida convencional que expresa el grado de aproximación a una esfera, lo que permite evaluar su aerodinamismo cuando vuela y la resistencia a la penetración en el alimento y/o sustrato. A mayor esfericidad, mayor es el rozamiento en el alimento y/o sustrato (Sneed y Folk 1958). La forma del cuerpo es un rasgo importante en determinar el nicho funcional de coleópteros copro-necrófagos por medio del particionamiento de los recursos (Hernández *et al.* 2011). La altura se estimó a través de una medida lineal desde la base del tórax hasta el punto superior por encima de los élitros a través de una imagen de perfil (FIGURA MSF V-3). La esfericidad fue estimada mediante la fórmula de Sneed y Flok:

$$\theta = \sqrt[3]{(b/a) \cdot (c/b)^2}$$



donde a = longitud máxima, b = ancho máximo, c = altura de perfil. Los cocientes de estos tres parámetros conforman en sí mismos dos índices, el de achatamiento o aplastamiento (c/b) y de elongación (b/a) relacionándose ambos con la fórmula presentada.

6-7-8| LONGITUD DEL ÉLITRO- ANCHO MÁXIMO DEL ÉLITRO JUNTO AL TÓRAX- DISTANCIA DESDE LA PARTE ANTERIOR DEL ÉLITRO A LA ANCHURA MÁXIMA

Estos rasgos están asociados a la forma de los élitros, la cual se encuentra vinculada con la capacidad de volar y el tipo de vuelo del insecto (con los élitros parcial o totalmente abiertos) (Verdú y Lobo 2008). Da una idea de la forma de la parte posterior del cuerpo, de la resistencia que ofrece al volar y los ambientes donde una especie puede estar o no, contribuyendo de una manera indirecta a las funciones ecosistémicas en un determinado ambiente (Inward *et al.* 2011). Estos rasgos fueron estimados a través de medidas lineales realizadas sobre una imagen dorsal. La longitud del élitro fue medida desde la unión de los élitros con el pronoto hasta el final del abdomen, el ancho máximo del élitro junto al tórax hace referencia al espacio donde se unen los élitros con el pronoto y la distancia desde la parte anterior el élitro (unión de los élitros al pronoto) a la anchura máxima fue medida desde la unión de los élitros al pronoto hasta la anchura máxima (FIGURA MSF V-1C-D-E).

9-10-11| ÁREA DE LA CABEZA – ÁREA DEL CUERPO - ÁREA DE LA CABEZA/ÁREA DEL CUERPO

Tanto el área de la cabeza como del cuerpo son medidas complementarias al tamaño del individuo y son útiles para estimar la cantidad de alimento que consume cada especie, indican la facilidad de penetración en el alimento y en el suelo al excavar, e indirectamente determina la cantidad de materia orgánica enterrada (Barragán *et al.* 2011). Las medidas del área se realizaron a partir de una foto dorsal, realizando polígonos sobre las áreas que se deseaban medir y la medida fue extraída en mm^2 (FIGURA MSF V-1F-G).

12-13-14-15| ÁREA DEL FÉMUR ANTERIOR -ÁREA TIBIA ANTERIOR - LONGITUD DE LA TIBIA ANTERIOR - ANCHURA DEL DIENTE MAYOR DE LA TIBIA ANTERIOR

Todas estas medidas están directamente asociadas al enterramiento de materia orgánica y por lo tanto a la dispersión secundaria de semillas y al enterramiento de semillas (Griffiths *et al.* 2015).



También, todas las extremidades anteriores son utilizadas para extraer el alimento de la fuente de recurso (Halffter y Edmonds 1982) y participan en el armado de la cueva donde luego será almacenado el recurso (Evans y Forsythe 1984) y donde nidifican. Durante estos procesos ayudan en la disgregación del recurso controlando de este modo las plagas y reduciendo el gas de efecto invernadero. La longitud de la tibia anterior y anchura del diente mayor de la tibia anterior fueron estimadas a través de medidas lineales (mm) mientras que el resto de medidas por medio de medias de áreas (mm²) (**FIGURA MSF V-2A-B-C-D**). En todos los casos fueron utilizadas imágenes ventrales.

16| LONGITUD DE LA TIBIA POSTERIOR

En el grupo de coleópteros copro-necrófagos que ruedan bolas (telecópridos o rodadores) las tibias posteriores son utilizadas tanto para darle forma a las bolas de alimento, como para desplazarlas (Inward *et al.* 2011). Se encuentra fuertemente asociado con la dispersión secundaria de semillas. Fue estimado a través de una medida lineal desde la articulación del fémur-tibia a la parte distal de la tibia a partir de una imagen ventral (**FIGURA MSF V-2E**).

17-18| LONGITUD DE LA PLACA MESOMETAESTERNAL – ÁREA DE LA PLACA MESOMETAESTERNAL

Estos dos rasgos están asociados indirectamente a la capacidad de vuelo de las especies dado que en esta placa es donde se insertan los músculos del vuelo (Tonelli 2017). Dada su asociación con la capacidad de vuelo, y por lo tanto con la dispersión de las especies, podrían tener una relación con los ambientes donde una especie puede estar o no, contribuyendo de una manera indirecta a las funciones ecosistémicas. Para el caso de la longitud se utilizó una medida lineal (mm) y para el área una medida de área (mm²). Para calcular el área se delimitó la placa lateralmente por dos líneas imaginarias que unen las coxas de las patas posteriores con las del medio. Para estas medidas se utilizó una imagen dorsal (**FIGURA MSF V-2F-G**).

19| LONGITUD MÁXIMA DEL ABDOMEN

Este rasgo es una medida indirecta de la longitud del sistema digestivo que, a su vez, puede estar asociado al nicho trófico de cada especie y su capacidad digestiva (Holter y Scholtz 2013). De acuerdo a la amplitud del nicho trófico de una especie, la misma podría o no hacer uso de otros



ambientes (Nichols *et al.* 2007, Hernández *et al.* 2014) y por lo tanto cumplir sus funciones ecosistémicas en uno o varios ambientes. Es estimado a partir de una medida lineal sobre una imagen ventral (**FIGURA MSF V-2H**).

20 | CARGA ALAR

Este rasgo se encuentra directamente asociado a la capacidad de dispersión de cada especie, determinando el tipo de vuelo de cada especie: vuelo crucero vs perchado (Howden y Nealis 1975, Peck y Forsyth 1982, Larsen *et al.* 2007, Da Silva y Hernández 2015). También se encuentra asociado con la capacidad de colonización de diferentes ambientes (Nichols *et al.* 2013, Barnes *et al.* 2014) y con la capacidad de termorregulación (Merrick y Smith 2004). En términos generales, a mayor tamaño corporal, mayor es la carga alar (existen excepciones). Así, especies con mayor carga alar usan el vuelo de tipo crucero con el cual pueden realizar amplios movimientos, mientras que especies pequeñas utilizan el vuelo tipo perchado y tienen a realizar movimiento acotados. Se calcula como el cociente entre el peso fresco y el área total del ala (mg/mm^2). En la **FIGURA MSF V-4** se muestra como fueron procesadas las alas para su posterior medida.

RASGOS MORFOLÓGICOS ASOCIADOS AL APARATO BUCAL

Para las medidas asociadas al aparato bucal se realizaron disecciones del mismo. En posición ventral, se separó la cabeza del resto del cuerpo y, tras extraer las maxilas con la ayuda de pinzas de disección, se procedió a extraer la hipofaringe. En segundo lugar se extrajeron las mandíbulas y para ello fue necesario presionar entre los ojos mientras se sujetaba la cabeza con otra pinza. De este modo se obtuvieron las dos mandíbulas, sin embargo solo se consideró la derecha que posee la muela convexa. Finalmente, y con mucha precaución debido a su fragilidad, se extrajo la epifaringe. Dada la complejidad para trabajar con elementos tan pequeños y sensibles, para tomar las imágenes con la lupa se colocó a las piezas bucales sobre plastilina blanca; por un lado para poder manipular la posición de las mismas con mayor facilidad y por otro el color blanco para generar contraste.



21-22-23 | ÁREA CONJUNTIVA - ÁREA TOTAL MANDIBULAR - ÁREA CONJUNTIVA/ÁREA TOTAL MANDIBULAR

El área conjuntiva de la mandíbula ha sido considerada como un canal de saliva y el área flexible de la mandíbula (Madle 1934, Miller 1961). A pesar que la significancia biológica del área conjuntiva está siendo discutida y necesita más estudio (Holter 2004), la presencia del área conjuntiva en la mandíbula de los coleópteros copro-necrófagos y su ausencia en otros grupos de coleópteros, hacen que este rasgo sea relevante en el grupo de estudio (Tonelli 2017). Su medición es a través de medidas de áreas (mm^2) y del área conjuntiva respecto al área total de la mandíbula (mm^2) (**FIGURA MSF V-5A-B**).

24-25-26-27-28 | ÁREA MOLAR FILTRADORA - ÁREA MOLAR TRITURADORA - ÁREA MOLAR TOTAL - % ÁREA MOLAR FILTRADORA - % ÁREA MOLAR TRITURADORA

Estos rasgos fueron seleccionados en base a lo que Verdú y Galante observaron en el 2004: un fuerte desarrollo del área trituradora en las mandíbulas de coleópteros copro-necrófagos que se alimentan de recursos secos y duros. A pesar de esta observación, en coleópteros copro-necrófagos que no consumen alimentos duros (como los de esta tesis), se esperaría que la proporción de área filtradora sea mayor que la trituradora. Dado que la proporción de cada área (masticadora/filtradora) dependerá del tipo de alimento que consuman, es que es un rasgo importante para ser considerado. En este trabajo se diferenció el área molar en filtradora y trituradora basándonos en el grado de esclerotización y de acuerdo a la disposición de los canales que se hacen presentes en la muela convexa. La medición de ambos rasgos fue realizada a través de medidas de áreas (mm^2) (**FIGURA MSF V-5C-D**).

29 | HIPOFARINGE

Se clasificó a la hipofaringe como filtradora o masticadora de acuerdo a la estructura y esclerotización de la glosa y paraglosa (Tonelli 2017) (**FIGURA MSF V-5E**). El tipo de hipofaringe está asociado directamente con los recursos que consume una especie (filtradora: recursos más blandos, masticadora: recursos más duros) (Verdú y Galante 2004) y por lo tanto con su nicho trófico. Para la matriz de rasgos funcionales consideramos como (1) “hipofaringe filtradora” y (2) “hipofaringe masticadora”.



30 | DESARROLLO DEL ZIGUM

El zigum es la parte central apical de la epifaringe y está formado por setas las cuáles han sido categorizadas dependiendo de su adaptación hacia el consumo de recursos más duros: poco desarrollado, desarrollado, epizigum (fuertes prolongaciones de la espátula) (Verdú y Galante 2004) (**FIGURA MSF V-5F**). El tipo de zigum se encuentra directamente asociado con los recursos que una especie consume y por lo tanto con su nicho trófico. Para la matriz de rasgos funcionales consideramos como (1) “poco desarrollado”, (2) “desarrollado” y (3) “epizigum”.

RASGOS ETOLÓGICOS

31 | DIVERSIDAD TRÓFICA

La diversidad trófica permite estimar la cantidad y diversidad de recursos que una especie consume, permitiendo estimar la estenofagia del grupo y su respuesta frente a la disponibilidad de recursos (Doubé 1990, Bustos-Gómez y Lopera 2003). Debido a la diversidad de recursos que consumen las especies de coleópteros copro-necrófagos y la capacidad de explotar varios recursos a la vez (Hanski y Cambeford 1991, Da Silva *et al.* 2012), se utilizó un índice que tiene en cuenta tanto el número de recursos que cada especie explota como la divergencia cualitativa entre los recursos. Para calcular este índice se creó una matriz de clasificación jerárquica utilizando solamente los recursos que se conoce que los coleópteros copro-necrófagos usan en el Bosque Atlántico del Alto Paraná y teniendo en cuenta la naturaleza y el estado de cada recurso (**TABLA MST V-3**). Para la comparación se utilizaron solamente las especies que fueron seleccionadas para estimar diversidad funcional. A partir de las especies seleccionadas se creó otra matriz donde se determinó qué recursos usaba cada una de las especies (24 especies en total) basándonos en el muestreo de diversidad trófica explicado en el Capítulo III y observaciones personales en el caso de las especies que no cayeron en ese muestreo pero que son consideradas en este análisis. En caso de que el recurso fuera utilizado por una especie se colocó un 1 y en caso de que no lo utilizara un 0.

Una vez listas las dos matrices mencionadas anteriormente procedimos a calcular la diversidad trófica de cada especie a través de un índice de diversidad taxonómica: “distinción taxonómica promedio ($\Delta+$)” (Clarke y Warwick 1998a, 1998b, 2001, Warwick y Clarke 1995, 1998). Esta medida



toma en cuenta el nivel trófico al cuál se relacionan dos especies y se puede considerar como la distancia promedio entre dos recursos escogidos al azar en la muestra. Entonces, cada especie fue caracterizada por una medida que toma en cuenta tanto la calidad del recurso explotado, como su divergencia dentro de la clasificación jerárquica creada.

32 | PATRONES DE NIDIFICACIÓN

Los coleópteros copro-necrófagos difieren entre sí en la forma de nidificar (en el interior, por debajo en el suelo o lejos de la fuente de recurso), donde dejan los huevos y donde almacenan el recurso. En términos generales se agrupan de acuerdo a su comportamiento de nidificación en: paracópridos, endocópridos y telecópridos (Hanski y Cambefort 1991, Rössner 2012). La descripción detallada de esta clasificación fue dada en el Capítulo II. Este rasgo es considerado tanto un rasgo de respuesta como de efecto frente a la remoción y enterramiento de materia orgánica (Piccini *et al.* 2018) y ya ha sido utilizado en otros trabajos que evalúan cambios de diversidad frente al disturbio antrópico (Barragán *et al.* 2011, Campos y Hernández 2015, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017). En la matriz de rasgos funcionales, se consideró cada especie como (1) “telecóprida”, (2) “paracóprida” y (3) “endocóprida”.

33 | ACTIVIDAD DIARIA

Existen importantes variaciones en la actividad de los coleópteros copro-necrófagos, tanto a pequeña (actividad diaria) como a gran escala temporal (actividad anual). Los momentos de mayor actividad son determinantes para evaluar durante cuánto tiempo cada especie se mantiene activa y de este modo determinar si hay complementariedad temporal de la actividad entre especies y en qué grado se produce la misma (Martín-Piera y Lobo 1996). Este rasgo ya ha sido utilizado para estimar cambios de diversidad funcional (Barragán *et al.* 2011). La actividad de cada especie fue estimada a partir del muestreo de actividad diaria descrito en el Capítulo IV y de bibliografía. Se clasificó a cada especie como (1) “diurna”, (2) “nocturna” (incluyendo las crepusculares y vespertinas) y (3) “activa durante todo el día”.



RASGOS FISIOLÓGICOS

34-35-36-37-38| TEMPERATURA DE INICIO DE ESTRÉS – TEMPERATURA DE TERMORREGULACIÓN – TEMPERATURA CRÍTICA MÁXIMA – TEMPERATURA LETAL MÁXIMA – TASA DE AUMENTO DE CO₂.

La temperatura es considerada uno de los factores más importante para estimar la actividad metabólica y la historia de vida de las especies (Heath *et al.* 1971, Bowler y Terblanche 2008, Angilletta 2009, Harrison *et al.* 2012). El conocimiento de las diferentes temperaturas permite conocer el/los ambiente/es que habita cada especie y los horarios de actividad de cada una de ellas durante el día (Verdú *et al.* 2012). Debido a que las especies de coleópteros copro-necrófagos son muy sensibles a los cambios en las condiciones climáticas (Sowig 1995, Duncan y Byrne 2000, Nichols *et al.* 2007, Gardner *et al.* 2008) consideramos que estos rasgos son muy importantes para evaluar los cambios en diversidad funcional. La descripción de la metodología utilizada para estimarlos fue detallada en el Capítulo IV.

39-40| ENDOTERMIA Y TEMPERATURA DE DESPEGUE

La endotermia es el exceso de calor producido principalmente por el metabolismo (Clarke 2017), pero también en insectos voladores por los músculos del vuelo (Krogh y Zeuthen 1941, Bartholomew y Heinrich 1978, Heinrich 1993, Verdú y Lobo 2008). Las especies de coleópteros copro-necrófagos endotermas llevan a cabo un calentamiento pre-vuelo por medio del movimiento de algunas partes de su cuerpo hasta alcanzar una temperatura de despegue, que siempre es un valor por encima de la temperatura ambiente (Verdú y Lobo 2008). La endotermia se calcula como la diferencia de temperatura entre el tórax (que es donde se produce el calor) y el ambiente (Verdú *et al.* 2007a). La temperatura de despegue y la endotermia por lo tanto están asociadas a cada especie y al ambiente en el cuál se encuentran. La descripción detallada de la medición de la endotermia y temperatura de despegue fue proporcionada en el Capítulo IV.



Figuras

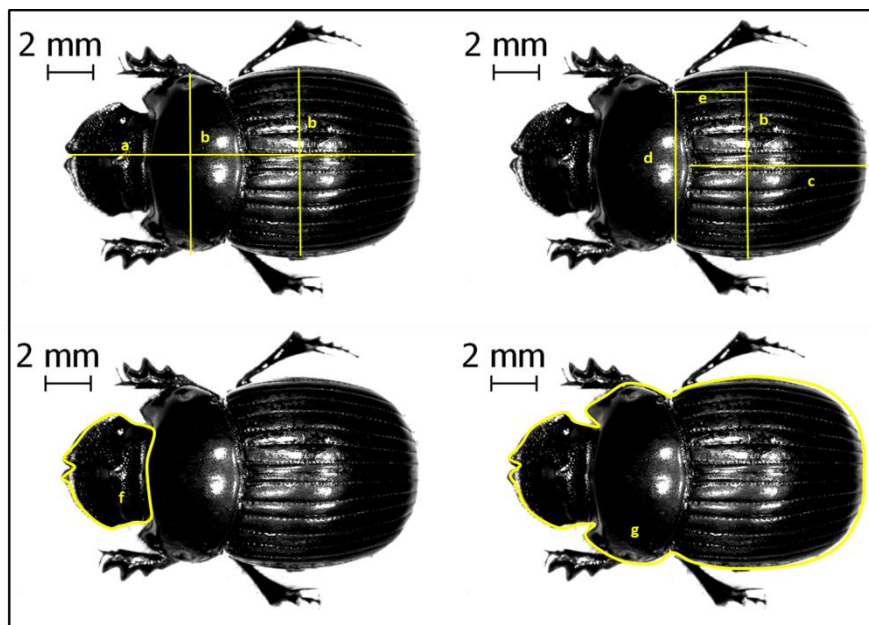


FIGURA MSF V-1. Imagen vista dorsal de *Dichotomius sericeus*: a) Longitud total, b) anchura máxima, c) longitud de los élitros, d) ancho máximo del élitro junto al tórax, e) distancia desde la parte anterior del élitro a la anchura máxima, f) área de la cabeza y g) área de todo el cuerpo.

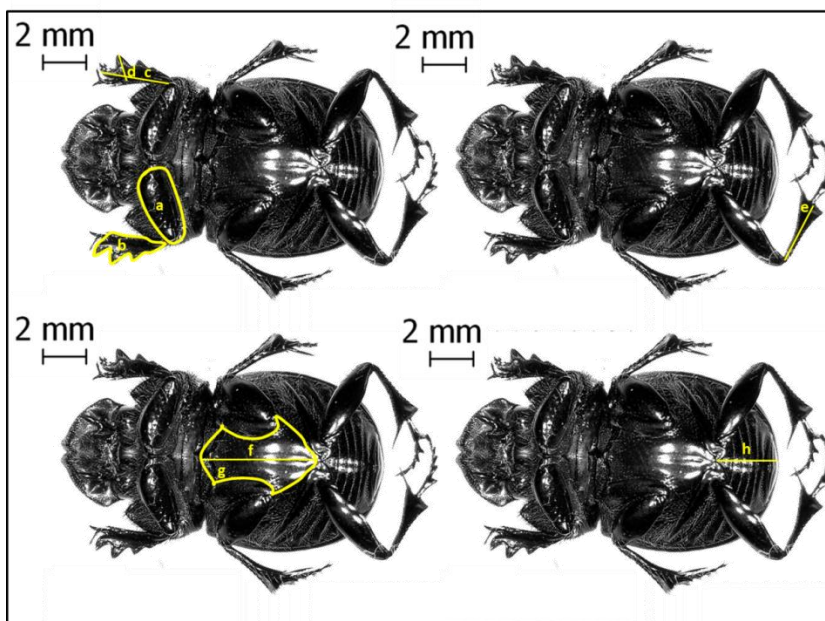


FIGURA MSF V-2. Imagen vista ventral de *Dichotomius sericeus*: a) área del fémur anterior, b) área de la tibia anterior, c) largo de la tibia anterior, d) ancho del diente mayor de la tibia anterior, e) longitud de la tibia posterior, f) longitud de la placa mesometaesternal, g) área de la placa mesometaesternal y h) longitud del abdomen.

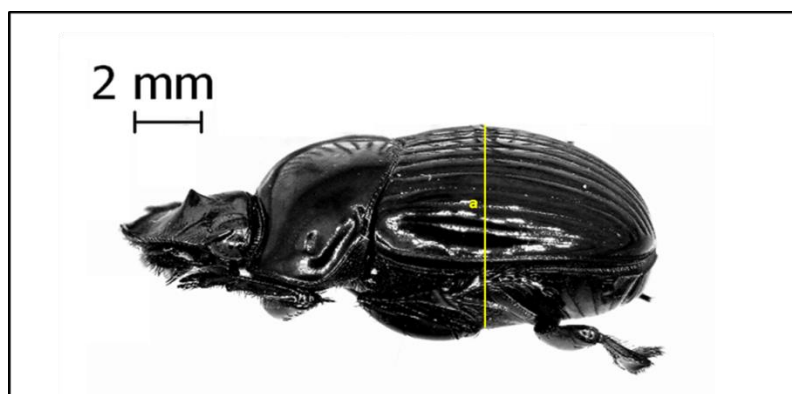


FIGURA MSF V-3. Imagen vista de perfil de *Dichotomius sericeus*: a) altura máxima.

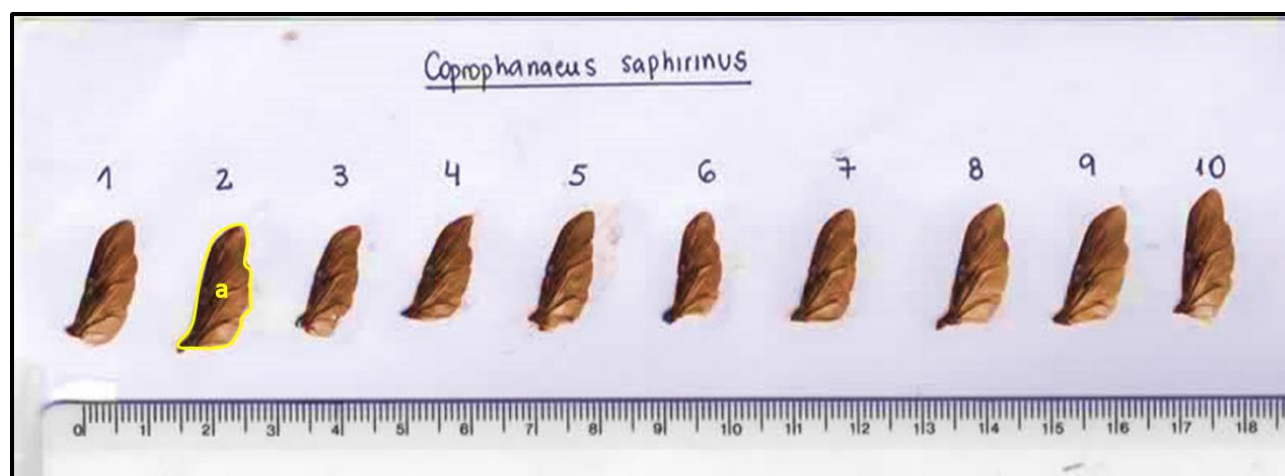


FIGURA MSF V-4. Alas de *Coprophanaeus saphirinus* para medir la carga alar. En cada una de las alas se mide a) la superficie alar y para el cálculo de la carga alar se utiliza esta medida del área junto con el peso fresco, el cociente entre el peso fresco y la superficie alar es la carga alar.

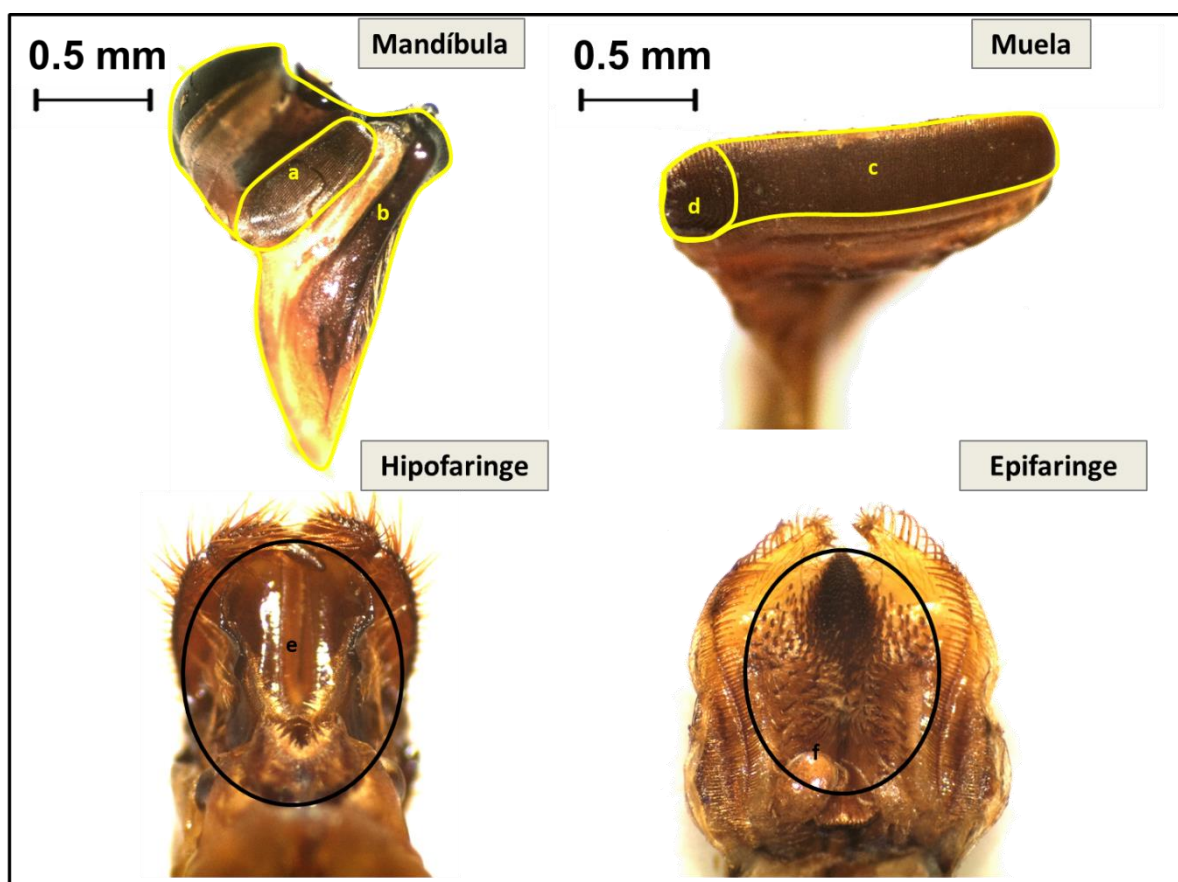


FIGURA MSF V-5. Piezas bucales de *Dichotomius nissus*. Las piezas bucales que se muestran en la figura corresponden a la mandíbula derecha, muela de la mandíbula derecha, hipofaringe y epifaringe. En la mandíbula a) es el área conjuntiva y b) el área total de la mandíbula; en la muela c) es la porción de muela asociada a la filtración y d) la porción asociada a la masticación; en la hipofaringe e) es la glosa y paraglosa y; en la epifaringe f) es el zigum.



Tablas

TABLA MST V-1. Número de individuos capturados en el bosque nativo (BN) y cuatro usos de la tierra (PP: plantación de pino, PZ: parquizado, SP: silvopastoril y PG: potrero para ganadería) en el Bosque Atlántico del Alto Paraná, Argentina. Las letras en negrita representan las especies seleccionadas para las mediciones de diversidad funcional.

	BN	PP	PZ	SP	PG	Total
<i>Ateuchus</i> sp.		1	2			3
<i>Canthidium bituberculatum</i>			3		1	4
<i>Canthidium cavifrons</i>			3			3
<i>Canthidium dispar</i>	5	2				7
<i>Canthidium hyla</i>	1	1		2	9	13
<i>Canthidium lucidum</i>		3	1			4
<i>Canthidium nobile</i>			4	1		5
<i>Canthidium</i> sp.	33		12	4		49
<i>Canthon conformis</i>	1	37	718	335	16	1.107
<i>Canthon curvodilatus</i>					13	13
<i>Canthon histrio</i>	1	2	440	8		451
<i>Canthon paraguayanus</i>			6			6
<i>Canthon podagricus</i>					290	290
<i>Canthon quinquemaculatus</i>	409	269	2.933	807	14	4.432
<i>Chalcocopris hesperus</i>	25					25
<i>Coprophanæus cyanescens</i>	144	89	134	90	12	469
<i>Coprophanæus saphirinus</i>	95	11	83	61		250
<i>Deltochilum brasiliensis</i>	21					21
<i>Deltochilum furcatum</i>	29	6	7	14		56
<i>Deltochilum icaroides</i>			2			2
<i>Deltochilum komareki</i>	135	237	781	797	10	1.960
<i>Deltochilum morbillosum</i>	4	1				5
<i>Dichotomius</i> aff. <i>fissus</i>		3	1			4
<i>Dichotomius carbonarius</i>	16		129	86	7	238
<i>Dichotomius depresicollis</i>	4	18	3	5		30
<i>Dichotomius mormon</i>	17	12	34	75		138
<i>Dichotomius nisus</i>				34	163	197
<i>Dichotomius sericeus</i>	296	331	529	677	5	1.838
<i>Eurysternus aeneus</i>			3	1	1	5



<i>Eurysternus caribaeus</i>	377	865	160	130		1.532
<i>Eurysternus howdeni</i>	1					1
<i>Eurysternus parallelus</i>	152	33	332	36	2	555
<i>Eutrichillum hirsutum</i>	1	67	49	95	305	517
<i>Ontherus erosioides</i>			1			1
<i>Ontherus sulcator</i>		4	13	22	32	71
<i>Ontophagus aff. buculus</i>			2	5	12	19
<i>Ontophagus catharinensis</i>	68	21	6	1		96
<i>Ontophagus sp.</i>				1		1
<i>Ontophagus tristis</i>	21	132	2	5	1	161
<i>Phanaeus splendidulus</i>	2					2
<i>Scybalocantho nigriceps</i>	12					12
<i>Trichillum externepunctatum</i>					5	5
<i>Trichillum hesper</i>					18	18
<i>Uroxys dilaticollis</i>	3	19				22
<i>Uroxys epipleuralis</i>			1			1
<i>Uroxys sp.</i>	2		1			3
<i>Uroxys thoracalis</i>		70				70
Total	1.875	2.234	6.395	3.292	916	14.712



TABLA MST V-2. Rasgos funcionales seleccionados para medir la diversidad funcional en coleópteros copro-necrófagos del Bosque Atlántico del Alto Paraná, Argentina. La matriz incluye rasgos morfológicos, etológicos y fisiológicos. Cada rasgo es clasificado como: rasgo de efecto o de respuesta.

RASGO	RASGO GENERAL	RASGO MEDIBLE	TIPO DE RASGO
<u>MORFOLÓGICO</u>	BIOMASA	-Peso fresco	EFFECTO
<u>MORFOLÓGICO</u>	FORMA DEL CUERPO	-Esfericidad de proyección máxima de Sneed y Folk	EFFECTO
<u>MORFOLÓGICO</u>	POTENCIAL EXCAVADOR	-Área cabeza/Área cuerpo -Área del fémur anterior -Longitud de la tibia anterior	EFFECTO
<u>MORFOLÓGICO</u>	CAPACIDAD DE RODAR LAS BOLAS	-Longitud de la tibia posterior	EFFECTO
<u>MORFOLÓGICO</u>	CAPACIDAD DE VUELO	-Carga alar: biomasa/superficie alar	RESPUESTA
<u>MORFOLÓGICO</u>	ALIMENTACIÓN	-Área conjuntiva/Área total mandibular -% Area molar filtradora -% Area molar trituradora -Hipofaringe -Desarrollo del zigum	RESPUESTA
<u>ETOLÓGICO</u>	ALIMENTACIÓN	-Diversidad trófica	RESPUESTA
<u>ETOLÓGICO</u>	NIDIFICACIÓN	-Patrones de nidificación	RESPUESTA-EFFECTO
<u>ETOLÓGICO</u>	ACTIVIDAD DIARIA	-Periodo de máxima actividad durante el día	RESPUESTA
<u>FISIOLÓGICO</u>	TERMOLÍMITE	-Temperatura de inicio de estrés -Temperatura de termorregulación -Temperatura crítica máxima -Temperatura letal máxima -Tasa de aumento de CO ₂	RESPUESTA
<u>FISIOLÓGICO</u>	TERMORREGULACIÓN EN VUELO	-Endotermia -Temperatura de despegue	RESPUESTA



TABLA MST V-3. *Clasificación jerárquica de selección de recursos por parte de coleópteros copro-necrófagos del Bosque Atlántico del Alto Paraná, Argentina. Esta clasificación se utiliza para el cálculo de un índice que indica el grado de diversidad trófica de cada especie.*

NIVELES JERÁRQUICOS						ESPECIE
NIVEL 1	NIVEL 2	NIVEL 3	NIVEL 4	NIVEL 5	NIVEL 6	(0,1)
Alimento	No animal	Muerto	No digerido	Descompuesto	Hongos	
Alimento	No animal	Muerto	No digerido	Descompuesto	Frutos	
Alimento	Animal	Muerto	Digerido	Frugívoro	Excremento de frugívoro	
Alimento	Animal	Muerto	Digerido	Omnívoro	Excremento de omnívoro	
Alimento	Animal	Muerto	Digerido	Herbívoro	Excremento de herbívoro	
Alimento	Animal	Muerto	Digerido	Carnívoro	Excremento de carnívoro	
Alimento	Animal	Muerto	No digerido	Vertebrados	Carroña de pequeños vertebrados	

The background of the slide features a close-up photograph of a beetle, possibly a scarab, on a textured surface of soil or sand. The entire image is overlaid with a semi-transparent red filter, which gives it a monochromatic, scientific appearance. The beetle is positioned in the upper half of the frame, facing right.

VI CONSIDERACIONES GENERALES



VI.1 CONCLUSIONES

A partir de los resultados generales de esta tesis se puede concluir que el disturbio del ambiente natural, en el Bosque Atlántico del Alto Paraná, afecta negativamente a la diversidad funcional de coleópteros copro-necrófagos. El principal factor que se asocia con cambios en diversidad funcional es la cobertura de dosel; ambientes que mantienen la cobertura de dosel son más similares en diversidad en relación al bosque nativo mientras que en ambientes donde se elimina la cobertura de dosel se observa una reducción de la diversidad funcional. La presencia de ganado es el otro factor que se sugiere estaría provocando cambios en la diversidad funcional; el ambiente disturbado sin ganado (plantación madura de pino) no presenta diferencias en diversidad funcional con el bosque nativo, mientras que los ambientes disturbados con ganado (parquizado, silvopastoril, potrero para ganadería) sí. Este resultado no es sorprendente dado que estudios previos mostraron que la estructura y composición de las comunidades de coleópteros copro-necrófagos, así como también la diversidad funcional, están fuertemente condicionadas por las características del ambiente (cobertura de dosel y estructura del suelo) (Nealis 1977, Doube 1983, Jennings *et al.* 1999, Nichols *et al.* 2007, Hernández y Vaz-de-Mello 2009, Audino *et al.* 2014, Hernández *et al.* 2014, Filgueiras *et al.* 2015, Campos y Hernández 2015, De Farias y Hernández 2016, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017) y por la presencia de ganado (Barragán *et al.* 2011, Audino *et al.* 2014, Edwards *et al.* 2014, Tonelli *et al.* 2017).

Con respecto a los índices unidimensionales utilizados para estimar la diversidad funcional (FDc y wFDc) y la riqueza de especies (S), se observó que aquellos ambientes que conservan la cobertura de dosel (plantación madura de pinos, parquizado y sistema silvopastoril) mantienen la diversidad funcional a pesar de que hay especies características del bosque nativo que no están presentes y hay otras que sólo están presentes en estos ambientes. Este resultado podría estar asociado a la existencia de un recambio de especies en los ambientes. Teniendo en cuenta que a pesar de este recambio la diversidad funcional se mantiene, probablemente las comunidades en estos ambientes están caracterizadas por una alta redundancia funcional (adición o presencia de especies dentro de una comunidad que poseen los mismos rasgos funcionales) más que complementariedad funcional (adición o presencia de especies dentro de una comunidad que poseen diferentes rasgos



funcionales que las especies que ya se encontraban en la comunidad) (Mayfield *et al.* 2010). En el otro extremo, en el ambiente que no conserva la cobertura de dosel (potrero para ganadería) tanto la riqueza de especies como la diversidad funcional (FDc y wFDc) se reducen. Esto podría estar asociado a que muchas especies de ambientes cerrados, que no logran hacer uso de ambientes abiertos, presentan rasgos funcionales que no son reemplazados por otras especies (Mayfield *et al.* 2010).

Con respecto al resultado del análisis multivariado, los ambientes con cobertura de dosel se dividen en dos grupos, los que tienen presencia de ganado y los que no tienen ganado, y a su vez todos los que presentan cobertura de dosel se separan del ambiente sin cobertura. En el primer caso (ambientes con cobertura y sin ganado vs ambientes con cobertura y con ganado), se sugiere, el patrón podría estar asociado al conjunto de rasgos morfológicos y etológicos vinculados a los cambios en la estructura del suelo (Nichols *et al.* 2013, Kumbasli *et al.* 2010, Davis *et al.* 2004) y al uso de antiparasitarios (Barragán *et al.* 2011, Audino *et al.* 2014, Edwards *et al.* 2014, Tonelli *et al.* 2017), ambos asociados principalmente a la presencia de ganado (explicado en detalle en el Capítulo V). En el segundo caso (ambientes con cobertura de dosel vs ambiente sin cobertura de dosel), el patrón podría estar asociado tanto al conjunto de rasgos morfológicos y etológicos como fisiológicos, ya sea por los cambios en la estructura del suelo y el uso de antiparasitarios, como por los cambios en las condiciones ambientales (Halffter *et al.* 1992, Davis *et al.* 2002, Verdú *et al.* 2007a). Debido a que en la tesis no se compararon los rasgos funcionales por separado entre ambientes (salvo algunos de los rasgos fisiológicos explicados en el Capítulo IV), no se puede especificar qué rasgos morfológicos, etológicos o fisiológicos tienen un rol más importante. En futuros trabajos sería importante comparar rasgo por rasgo para poder explicar en mayor detalle los patrones observados.

Hasta el momento no estaba claro qué mecanismo o mecanismos estaban asociados con la pérdida o cambio de diversidad ante el disturbio del ambiente en coleópteros copro-necrófagos (Naeem y Wright 2003). En esta tesis se pusieron a prueba dos de ellos: mecanismos ecológicos (nicho trófico) y fisiológicos (endotermia, termorregulación y límites térmicos). En el primer caso, la variación en el nicho trófico no sería el principal mecanismo que limita a las especies para hacer uso de los ambientes disturbados ya que la adición de recursos en ambientes altamente disturbados



(potrero para ganadería) no incrementó la riqueza de especies observada. Por otro lado, algunos de los mecanismos fisiológicos estudiados (endotermia y límites térmicos superiores) **sí** estarían muy asociados al uso de ambientes disturbados por parte de las especies de coleópteros copro-necrófagos dado que se encontraron diferencias entre especies que hacen uso de ambientes con cobertura de dosel vs sin cobertura de dosel (**FIGURA 24A**). Especies diurnas con endotermia muy baja y límites térmicos superiores altos tienen la capacidad de hacer uso de ambientes sin cobertura de dosel (ambiente abierto) y para el resto de especies (crepusculares/nocturnas y activas todo el día) sólo aquellas con límites térmicos superiores altos. Si bien Tuff *et al.* (2016) y en esta tesis se propuso que el disturbio ambiental afectaría principalmente a las especies diurnas de ambientes con cobertura de dosel (ambientes cerrados), así como también a la dinámica de comunidades y funciones ecosistémicas que dependen de esas especies, los resultados obtenidos muestran que tanto las especies diurnas de coleópteros copro-necrófagos como crepusculares/nocturnas y activas todo el día se ven afectadas. Como se discutió en el Capítulo IV al parecer las especies crepusculares/nocturnas podrían verse afectadas por las temperaturas de suelo ya que sólo llegan a hacer uso de ambientes abiertos aquellas que tienen límites térmicos superiores altos. A pesar de que durante la noche la temperatura ambiental es menor que durante el día en ambientes abiertos, la temperatura del suelo tiende a mantenerse más estable en el día (Morecroft *et al.* 1998). Estos resultados ayudan a entender la respuesta de ciertas especies frente al disturbio, pero más estudios son necesarios ya que lo evaluado, por ejemplo, no permite explicar la restricción de ciertas especies al bosque nativo. Algunas especies (*Canthon smaragdulus* Fabricius, *Chalcocopris hesperus* Olivier, *Scybalocanthon nigriceps* Martínez, *Deltochilum brasiliensis* Castelnau, *Deltochilum furcatum* Castelnau) están restringidas al bosque nativo. En estos casos, dado que fisiológicamente las especies podrían hacer uso de los ambientes disturbados con cobertura de dosel pero no lo hacen, otros mecanismos probablemente estén involucrados en la respuesta de estas especies; por ejemplo, los etológicos y/o morfológicos (**FIGURA 24B**). Todas las especies mencionadas son telecópridas y se ven fuertemente afectadas en su comportamiento de nidificación por la estructura del suelo (Nichols *et al.* 2013), por lo tanto su actividad se vería dificultada en ambientes con diferentes estructura del suelo, como es el caso de ambientes forestales y ganaderos. El estudio de todos los mecanismos asociados a la extinción y declinación de las poblaciones puede incrementar nuestra habilidad para generalizar y sugerir futuras



recomendaciones de manejo para mejorar la sustentabilidad de estos ecosistemas (Larsen *et al.* 2007).

La principal recomendación de manejo que surge de esta tesis es la conservación de la cobertura de dosel (ya sea nativa o exótica). Esta recomendación de manejo se desprende a partir de los resultados de diversidad de especies, diversidad funcional a partir de análisis univariados y multivariado, diversidad funcional a partir de rasgos fisiológicos y principalmente de las restricciones fisiológicas observadas en el Capítulo IV. Esta estrategia de manejo sugerida permitiría conservar tanto la diversidad de coleópteros copro-necrófagos como las funciones ecosistémicas llevadas a cabo por ellos. De este modo, a través de la función ecosistémica vinculada a esta tesis 'enterramiento de materia orgánica', se mantendría el ciclaje de nutrientes y bioturbación del suelo que le permiten a las plantas utilizar los recursos del suelo eficientemente (Bornemissza 1970, Galbiati *et al.* 1995, Bang *et al.* 2005, Hanafy 2012) y se reduciría la predación de semillas (Estrada *et al.* 1991); entre otras cosas.

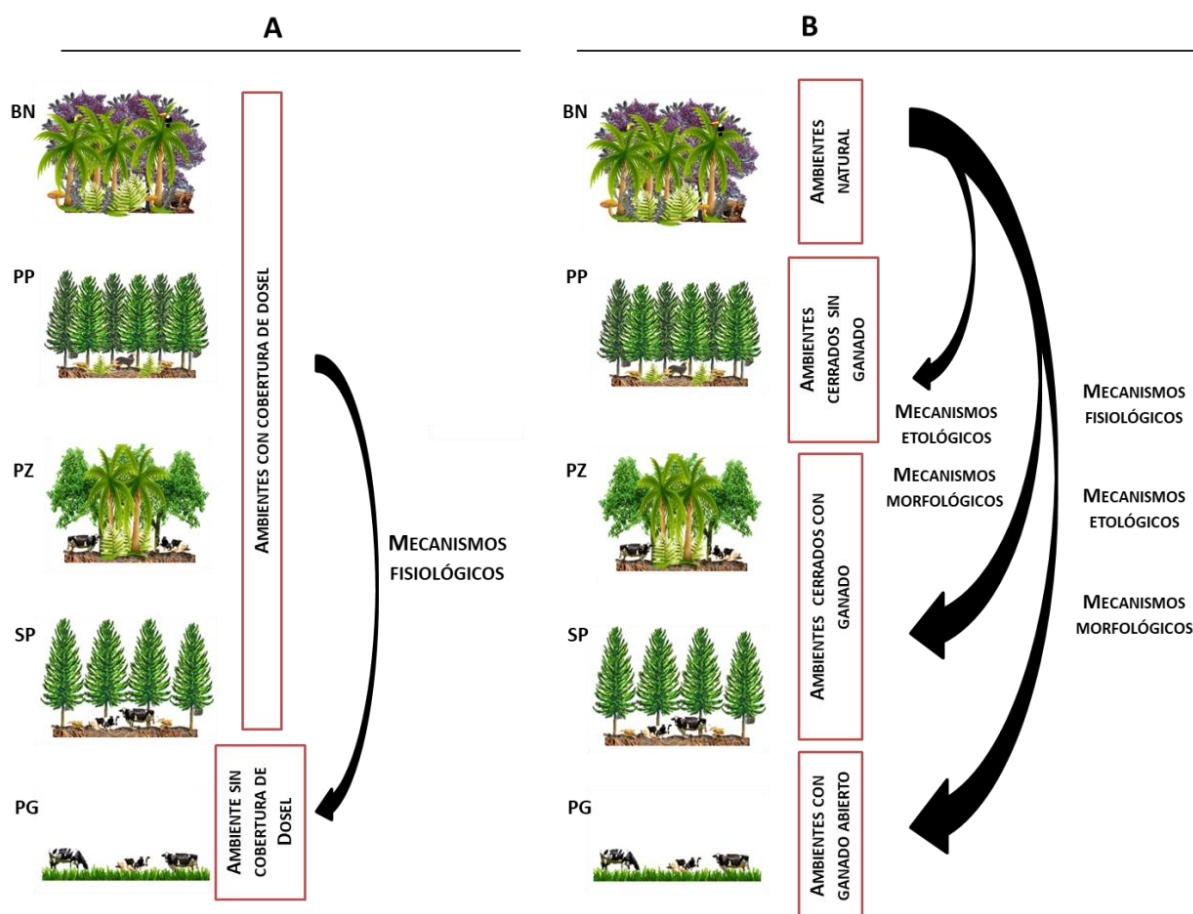


FIGURA 24. Mecanismos asociados a la respuesta de las especies en el Bosque Atlántico del Alto Paraná. En la figura A se presentan los mecanismos de respuesta principales que estarían asociados al uso de ambientes sin cobertura de dosel: mecanismos fisiológicos y que es el resultado principal de la tesis, y en la figura B se proponen los mecanismos de respuesta que podrían estar asociados al uso de ambientes disturbados, con o sin cobertura de dosel y con o sin ganado. BN = bosque nativo, PP = plantación madura de pino, PZ = parquizado, SP = silvopastoril y PG = potrero para ganadería.

REFLEXIÓN FINAL

En la actualidad el apoyo hacia los estudios en ciencia básica es cada vez menor por no tener una inmediata aplicación a nuestra vida y se hace énfasis en el estudio de la ciencia aplicada. Sin embargo, “no hay ciencia aplicada sin ciencia básica”. ¿Cómo podemos explicar la pérdida de diversidad y generar estrategias de conservación, sin el previo conocimiento de la biología de las especies? Básicamente no se podría. La ciencia básica representa las bases fundamentales para que todo lo demás pueda surgir, son los cimientos que mantienen firme la estructura científica. Si bien el



conocimiento básico no parece que pueda significar ninguna mejora a nuestra calidad de vida inmediata, consideramos que es importante insistir en este tipo de estudios no sólo porque nos hace un poco más sabios sino que, en un futuro, esperamos nos sea de gran utilidad para conservar la diversidad de especies, en particular la de coleópteros copro-necrófagos.

VI.2 ASPECTOS NOVEDOSOS DE LA TESIS

De acuerdo a los mecanismos de respuesta estudiados en esta tesis, se considera que el estudio del nicho trófico es novedoso porque: 1) hasta el momento no se había estudiado el solapamiento de nicho trófico asociado al disturbio del ambiente en coleópteros copro-necrófagos y 2) el nicho trófico no había sido considerado como mecanismo de respuesta al disturbio en el grupo de coleópteros estudiados. Por otro lado, el estudio de los mecanismos fisiológicos propuestos: endotermia, termorregulación y límites térmicos, resulta novedoso porque: 1) no habían sido estudiados en coleópteros copro-necrófagos neotropicales; 2) no habían sido considerados como mecanismo de respuesta al disturbio en coleópteros copro-necrófagos; 3) incluyó especies activas todo el día y 4) la metodología utilizada para estimar los límites térmicos superiores, a partir de termolímite, respirometría y comportamiento de los individuos, es novedosa para el grupo de coleópteros copro-necrófagos dado que no se ha publicado aún ningún estudio que la utilice. La misma ha sido creada por el Dr. José R. Verdú y aún no ha sido publicada.

De acuerdo a los resultados de diversidad funcional, los mismos son relevantes porque: 1) se incluyó el grupo de rasgos fisiológicos; 2) se analizó cada grupo de rasgos (morfológicos, etológicos y fisiológicos) por separado y en conjunto; 3) se utilizó un número considerable de rasgos (22) que describían la biología general de los coleópteros copro-necrófagos; 4) se identificó qué rasgos morfológicos no se deberían medir para análisis de diversidad funcional en coleópteros copro-necrófagos dada su correlación con la biomasa y 5) se reafirmó la importancia de tener en cuenta la abundancia de las especies y el uso de índices multirasgos y multidimensionales en estudios de diversidad funcional.



VI.3 PROYECCIONES

En primer lugar, para apoyar el resultado de que la variación en el tipo de recurso utilizado por las especies de coleópteros copro-necrófagos no es el principal mecanismo asociado a la respuesta al disturbio, no es suficiente sólo con colocar trampas pitfall como se hizo aquí ya que los ejemplares podrían ser atraídos a los cebos provenientes de otras localidades con distinto hábitat que ejercerían como “fuentes”. Las trampas solo estiman lo que vuela y es atraído, no lo que habita en cada ambiente. Se sugiere en futuros trabajos colocar en campo algunos cebos marcados para observar si los coleópteros copro-necrófagos nidifican en esos cebos o no (sugerencia del Dr. Jorge Lobo).

En segundo lugar, asociado a los estudios de fisiología, es importante que se mida también la temperatura y humedad del suelo a diferentes profundidades debido a que se ha demostrado en esta tesis la importancia de la misma para entender la respuesta de coleópteros copro-necrófagos. También, sería novedoso estudiar los cambios metabólicos de las especies de coleópteros copro-necrófagos asociados al disturbio del ambiente. Como el metabolismo depende, entre otros factores, de la temperatura y hemos visto que las variables fisiológicas aquí estudiadas y dependientes de la temperatura (endotermia, termorregulación y límites térmicos) pueden considerarse como mecanismos de respuesta ante el disturbio, se esperaría que también la respuesta pueda estar asociada a cambios en la tasa metabólica. Finalmente, sería importante estimar los límites térmicos inferiores, además de los superiores, ya que se ha visto que la respuesta de las especies con actividad crepuscular/nocturna probablemente esté más asociada a estos límites que a los superiores.

En tercer lugar, en futuros estudios de diversidad funcional sería útil incluir más rasgos etológicos para alcanzar un número equitativo de rasgos medidos entre los grupos de rasgos seleccionados. En esta tesis sólo se consideraron tres rasgos etológicos; en el futuro sería importante completar esta parte de la matriz funcional para que a la hora de comparar entre ambientes se evite el posible efecto de un grupo de rasgos sobre otro. En esta tesis se observó que teniendo en cuenta la abundancia de las especies y los grupos de rasgos por separado para comparar entre ambientes, los rasgos morfológicos y etológicos responden similar y diferente a los



fisiológicos. La similitud de la respuesta de los rasgos etológicos con los morfológicos puede deberse sólo al uso de pocos rasgos etológicos (tres etológicos vs 12 morfológicos) y no necesariamente a que realmente respondan similar. Podría medirse, entre otros rasgos etológicos, el tipo de nido que realiza cada especie, profundidad de enterramiento, la tasa de disgregación horizontal, la tasa de disgregación vertical y la cantidad materia orgánica enterrada (Rasgos propuestos en la matriz de diversidad funcional creada por el Dr. José R. Verdú). Sumado a esto, como fue mencionado en el Capítulo VI, sería importante también comparar los rasgos utilizados por separado para poder explicar con mayor detalle los resultados de diferencias entre ambientes.

Finalmente, dado que se ha visto en esta tesis que la presencia de ganado tiene efecto sobre la diversidad funcional de coleópteros copro-necrófagos del Bosque Atlántico del Alto Paraná, sería muy importante estimar la carga ganadera de los ambientes estudiados para que, junto con los datos obtenidos aquí, pueda generarse otra recomendación de manejo asociada a ¿cuál sería la carga ganadera adecuada para evitar la pérdida de diversidad?. En esta tesis sólo se obtuvo que la presencia de ganado afecta la diversidad funcional, pero no se sabe en qué cantidad el ganado tiene un efecto sobre la misma.

VI.4 PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

- **Giménez Gómez VC**, Verdú JR, Gómez-Cifuentes A, Vaz-de-Mello FZ, Zurita GA (2018) Influence of land use on the trophic niche overlap of dung beetles in the semideciduous Atlantic forest of Argentina. *Insect conservation and diversity* 11: 554-564.
- **Giménez Gómez VC**, Verdú JR, Guerra Alonso C, Zurita GA (2018) Relationship between land uses and diversity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the southern Atlantic forest of Argentina: which are the key factors?. *Biodiversity and Conservation* 27: 3201-3213.
- **Giménez Gómez VC**, Verdú JR, Zurita GA (2018) Why dung beetles are absent in open habitats in the southern Atlantic forest of Argentina? A physiological explanation. *OIKOS*. En proceso.



- Gómez-Cifuentes A, **Giménez Gómez VC**, Moreno C, Zurita GA (2018) Tree retention in cattle ranching systems partially preserves dung beetle diversity and functional groups in the semideciduous Atlantic forest. Basic and Applied Ecology, <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.10.002>.

VI.5 TRABAJOS ADICIONALES DERIVADOS DE LA TESIS

- **COLECCIÓN DE COLEÓPTEROS COPRO-NECRÓFAGOS**

A partir de los muestreos de nicho trófico y diversidad taxonómica se logró armar la colección de coleópteros copro-necrófagos del Bosque Atlántico del Alto Paraná, Argentina, junto con la ayuda de especialistas en taxonomía del grupo de estudio, Dr. Fernando Vaz de Mello y Dr. José R. Verdú. La misma cuenta con 74 especies y cinco morfoespecies obtenidas a partir de los muestreos de esta tesis.

- **PIEZAS BUCALES NUNCA ANTES DESCRIPTAS EN COLEÓPTEROS COPRO-NECRÓFAGOS.**

Durante el proceso de extracción de piezas bucales para determinar los rasgos funcionales asociados a las mismas, se descubrió un aparato bucal nunca antes descrito en coleópteros copro-necrófagos. El mismo está asociado a un tipo de alimentación particular en el grupo de estudio, material vegetal. La especie en la cual esto fue visto, si bien actualmente cae en trampas cebadas con estiércol, nidifica con material vegetal. Esta estructura bucal encontrada será publicada con la ayuda de investigadores de Colombia (Dr. Jhon César Neita Moreno y Dra. Claudia Medina) y de Buenos Aires (Dra. M. Victoria Sánchez).

- **NUEVOS REGISTROS DE ESPECIES PARA ARGENTINA**

A partir del muestreo de diversidad taxonómica se identificó una especie que no se encuentra registrada en Argentina. Este nuevo registro será publicado en conjunto con el grupo de trabajo de Puerto Iguazú y con el taxónomo Dr. Fernando Vaz de Mello.



BIBLIOGRAFÍA



A

- Addo-Bediako A, Chown SL, Gaston KJ (2000) Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 739–745.
- Almeida S, Louzada J, Sperber C, Barlow J (2011) Subtle landuse change and tropical biodiversity: dung beetle communities in Cerrado grasslands and exotic pastures. *Biotropica* 43: 704–710.
- Alves VM, Hernández MIM, Lobo JM (2018) Elytra absorb ultraviolet radiation but transmit infrared radiation in Neotropical Canthon species (Coleoptera, Scarabaeinae). *Photochemistry and Photobiology* 94: 532-539.
- Andrade-Núñez MJ, Aide TM (2010) Effects of habitat and landscape characteristics on medium and large mammal species richness and composition in northern Uruguay. *Zoologia* 27: 909-917.
- Andresen E (2003) Effect of forest fragmentation on dung beetles communities and functional consequences for plant regeneration. *Ecography* 26: 87-97.
- Andresen E, Feer F (2005) The role of dung beetles as secondary seed dispersers and their effect on plant regeneration in tropical rainforests. En Forget PM, Lambert JE, Hulme PE, Vander Wall SB (eds) *Predation, Dispersal and Seedling Establishment*, CABI International, Wallingford, UK, pp 331–349.
- Andersen JL, Manenti T, Sørensen JG, MacMillan HA, Loeschcke V, Overgaard J (2015) How to assess *Drosophila* cold tolerance: chill coma temperature and lower lethal temperature are the best predictors of cold distribution limits. *Functional Ecology* 29: 55-65.
- Anduaga S, Halffter G (1993) Nidificación y alimentación en *Liantogus rhinocerus* (Bates) (Coleoptera:Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Acta Zoologica Mexicana* 57: 1-4.
- Angilletta Jr MJ, Niewiarowski PH, Navas CA (2002) The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of thermal biology* 27: 249-268.
- Angilletta MJ (2009) *Thermal adaptation: A theoretical and empirical analysis*. Oxford University Press, New York.
- Arellano L, León-Cortés J, Halffter G (2008) Response of dung beetle assemblages to landscape structure in remnant natural and modified habitats in southern Mexico. *Insect Conservation and Diversity* 1: 253–262.



Armbruster WS, Berg EE (1994) Thermal ecology of male euglossine bees in a tropical wet forest: fragrance foraging in relation to operative temperature. *Biotropica* 26: 50–60.

Audino I, Louzada J, Comita L (2014) Dung beetles as indicators of tropical forest restoration success: is it possible to recover species and functional diversity?. *Biological Conservation* 169: 248–257.

B

Balthasar (1939) Clave para las especies de CANTHON. *Folia Zoologica Hydrobiologica* 9: 180-221.

Bang HS, Lee JH, Kwon OS, EunNa Y, Jang YS, Kim WH (2005) Effects of paracoprid dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the growth of pasture herbage and on the underlying soil. *Applied Soil Ecology* 29: 165-171.

Barnes AD, Emberson RM, Krell FT, Didham RK (2014) The role of species traits in mediating functional recovery during matrix restoration. *PLoS ONE* 9: e115385.

Barragán F, Moreno CE, Escobar F, Halffter G, Navarrete D (2011) Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. *PLoS ONE* 6: e17976.

Bartholomew GA, Heinrich B (1978) Endothermy in African dung beetles during flight, ball making, and ball rolling. *Journal of Experimental Biology* 73: 65–83.

Batilani-Filho M, Hernández MIM (2017) Decline of Ecological Functions Performed by Dung Beetles in Areas of Atlantic Forest and Contribution of Rollers and Tunnellers in Organic Matter Removal. *Environmental Entomology* 46: 784–793.

Bicknell JE, Phelps SP, Davies RG, Mann DJ, Struebig MJ, Davies ZG (2014) Dung beetles as indicators for rapid impact assessments: evaluating best practice forestry in the neotropics. *Ecological Indicators* 43: 154–61.

Bihn JH, Gebauer G, Brandl R (2010) Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forest. *Ecology* 91: 782-792.

Biswas SR, Mallik AU (2010) Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. *Ecology* 91: 28-35.

Biswas SR, Mallik AU (2011) Species diversity and functional diversity relationship varies with disturbance intensity. *Ecosphere* 2: 1-10.



- Bogoni JA, Hernández MIM (2014) Attractiveness of Native Mammal's feces of different trophic guilds to dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *Journal of Insect Science* 14: DOI 10.1093/jisesa/ieu161.
- Bornemissza GE, Williams CH (1970) An effect of dung beetles activity on plant yield. *Pedobiologia* 10: 1-7.
- Bornemissza GF (1976) The Australian dung beetle project 1965-1975 .Australian Meat Research Committee Review 30: 1-32.
- Bourg A, Escobar F, MacGregor-Fors I, Moreno CE (2016) Got Dung? Resource Selection by Dung Beetles in Neotropical Forest Fragments and Cattle Pastures. *Neotropical Entomology* 45: 490-498.
- Bowker MA, Miller ME, Belnap J, Sisk TD, Johnson NC (2008) Prioritizing conservation effort through the use of biological soil crusts as ecosystem function indicators in an arid region. *Conservation Biology* 22: 1533–1543.
- Bowler K, Terblanche JS (2008) Insect thermal tolerance: what is the role of ontogeny, ageing and senescence?. *Biological Reviews* 83: 339-355.
- Broennimann O, Fitzpatrick MC, Pearman PB, Petitpierre B, Pellissier L, Yoccoz NG, Thuiller W, Fortin MJ, Randin C, Zimmermann NE, Graham CH, Antonie G (2012) Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography* 21: 481-497.
- Brook BW, Sodhi NS, Bradshaw CJA (2008) Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 453–460.
- Burkart R, Bárbaro NO, Sánchez RO, Gómez DA (1999) Eco-regiones de la Argentina. Administración de Parques Nacionales, Secretaria de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable, Presidencia de la Nación.
- Bustos-Gómez F, Lopera Toro A (2003) Preferencia por cebo de los escarabajos coprofagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de un remante de bosque seco tropical al norte de Tolima (Colombia). *Sociedad Entomológica Aragonesa* 30: 59-65.

C

- Cabrera 1971. Fitogeografía de Argentina. *Boletín de sociedad Argentina de Botánica*, Volúmen XIV, Nro 1-2.



- Cadotte MW, Carscadden K, Mirotchnick N (2011) Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of applied ecology* 48: 1079-1087.
- Cambeftort Y, Hanski I (1991) Dung beetle population biology. En Hanski I, Cambeftort Y (eds) *Dung beetle ecology*, Princeton University Press, Princeton, NJ, pp 36-50.
- Campanello PI, Montti L, Goldstein G, Mac Donagh P (2009) Reduced impact logging and post-harvesting forest management in the Atlantic Forest: alternative approaches to enhance canopy tree growth and regeneration and to reduce the impact of invasive species. En S.P. Grossberg (ed) *Forest Management*, Nova Science, New York, pp 39-59.
- Campos RC, Hernández MIM (2015) The Importance of Maize Management on Dung Beetle Communities in Atlantic Forest Fragment. *PLoS One* 10: e0145000.
- Carreño-Rocabado G, Peña-Claros M, Bongers F, Alarcón A, Licona JC, Poorter L (2012) Effects of disturbance intensity on species and functional diversity in a tropical forest. *Journal of ecology* 100: 1453-1463.
- Casanoves F, Pla L, Di Rienzo JA, Díaz S (2010) FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in ecology and evolution* 2: 233-237.
- Casanoves F, Pla L, Di Rienzo JA (2011) Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Córdoba, Argentina.
- Castanheira P, Pérez-González A, Baptista R (2016) Spider diversity (Arachnida: Araneae) in Atlantic Forest areas at Pedra Branca State Park, Rio de Janeiro, Brazil. *Biodiversity Data J* 4: e7055.
- Chao A, Simon Freeman R, Grether G (2013) Patterns of Niche Partitioning and Alternative Reproductive Strategies in an East African Dung Beetle Assemblage. *Journal of Insect Behavior* 26: 525-539.
- Chao A, Ma KH, Hsieh TC (2016) iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. Program and User's Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/.
- Chapin FS, Autumn K, Pugnaire F (1993) Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist* 142: 78-92.
- Chapin FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Díaz S (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.



- Chown SL, Nicholson SW (2004) *Insect Physiological Ecology: Mechanisms and Patterns*. University Press, Oxford.
- Chown SL, Klok CJ (2011) The ecological implications of physiological diversity in dung beetles. En Simmons LW, Ridsdill-Smith TJ (eds) *Ecology and Evolution of Dung Beetles*, Blackweel Publishing Ltd.
- Christian KA, Morton SR (1992) Extreme thermophilia in a Central Australian ant, *Melophorus bagoti*. *Physiological Zoology* 65: 885–905.
- Christie FJ, Hochuli DF (2008) Responses of wasp communities to urbanization: effects on community resilience and species diversity. *Journal of Insect Conservation* 13: 213-221.
- Clarke KR, Warwick RM (1998a) Quantifying structural redundancy in ecological communities. *Oecología* 113: 278-289.
- Clarke KR, Warwick RM (1998b) A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of applied ecology* 35: 523-531.
- Clarke KR, Warwick RM (2001) *Chance in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, 2nd ed. PRIMER-E, Plymouth, UK.
- Clarke KR, Gorley RN (2006) *PRIMER v6. User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth.
- Clarke A (2017) Endothermy. In *Principles of thermal ecology: temperature, energy and life*. Oxford, England.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, Ter Steege H, Morgan HD, Heijden, MGA vander, Pausas JG, Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Cowie AL, Penman TD, Gorissen L, Winslow MD, Lehmann J, Tyrrell TD, Twomlow S, Wilkes A, Lal R, Jones JW, Paulsch A, Kellner K, Akhtar-Schuster M (2011) Towards sustainable land management in the drylands: scientific connections in monitoring and assessing dryland degradation, climate change and biodiversity. *Land Degradation & Development* 22: 248-260.
- Cramer VA, Hobbs RJ, Standish RJ (2008) What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 104–112.



Cruz P, Iezzi ME, De Angelo C, Varela D, Di Bitetti M, Paviolo A (2018) Effects of human impacts on habitat use, activity patterns and ecological relationships among medium and small felids of the Atlantic Forest. PLoS ONE, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0200806>.

Culot L, Bovy R, Vaz-de-Mello FZ, Guevara R, Galetti M (2013) Selective defaunation affects dung beetle communities in continuous Atlantic rainforest. *Biological Conservation* 163: 79–89.

D

Da Silva PG, Vaz-de-Mello FZ, Di Mare RA (2012) Attractiveness of Different Bait to the Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) in Forest Fragments in Extreme Southern Brazil. *Zoological Studies* 51: 429-441.

Da Silva PG, Vaz-de-Mello FZ, Di Mare RA (2013) Diversity and seasonality of Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) in forest fragments in Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brazil. *Annals of the Brazilian Academy of Sciences* 85: 679-697.

Da Silva PG, Bogoni JA (2014) Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) Attracted to Rotten Eggs in the Atlantic Forest in Subtropical Southern Brazil. *The Coleopterists Bulletin* 68: 339-342.

Da Silva PG, Hernández MIM (2014) Local and regional effects on community structure of dung beetles in a mainland-island scenario. *PloS ONE* 9:e111883.

Da Silva PG, Hernández MIM (2015) Spatial Patterns of Movement of Dung Beetle Species in a Tropical Forest Suggest a New Trap Spacing for Dung Beetle Biodiversity Studies. *PLoS ONE* 10: e0126112.

Da Silva PG, Hernández MIM (2016) Spatial variation of dung beetle assemblages associated with forest structure in remnants of southern Brazilian Atlantic Forest. *Revista Brasileira de Entomologia* 60: 73-81.

Daily GC (1995) Restoring Value to the World's Degraded Lands. *Science* 269: 350-354.

Daily GC, Ehrlich P (1996) Nocturnality and species survival. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 93: 11709–11712.

Davies KF, Margules CR (1998) Effects of habitat fragmentation on carabid beetles: experimental evidence. *Journal of Animal Ecology* 67: 460-471.

Davis ALV (1996) Seasonal dung beetle activity and dung dispersal in selected South African habitats: implications for pasture improvement in Australia. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 58: 157–169.



- Davis ALV, Chown SL, Scholtz CH (1999) Discontinuous gas-exchange cycles in *Scarabaeus* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): mass-scaling and temperature dependence. *Physiological and Biochemical Zoology* 72: 555-565.
- Davis ALV, Van Aarde RJ, Scholtz CH, Delpont JH (2002) Increasing representation of localized dung beetles across a chronosequence of regenerating vegetation and natural dune forest in South Africa. *Global Ecology and Biogeography* 11: 191–209
- Davis ALV, Scholtz CH, Dooley P, Bham N, Kryger U (2004) Scarabaeine dung beetles as indicators of biodiversity, habitat transformation and pest control chemicals in agroecosystems. *South African Journal of Science* 100: 1–10.
- De Angelo C (2009) El paisaje del bosque Atlántico del Alto Paraná y sus efectos sobre la distribución y estructura poblacional del jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*). Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- De Farias PM, Hernández MIM (2017) Dung Beetles Associated with Agroecosystems of Southern Brazil: Relationship with Soil Properties. *Revista Brasileira de Ciencia do Solo* 41: 1-13.
- De Groot RS, Wilson M, Boumans R (2002) A typology for the description, classification and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics* 41: 393–408.
- Di Bitetti MS, Placci G, Dietz LA (2003) A biodiversity vision for the upper Paraná Atlantic Forest ecoregion: Designin a Biodiversity Conservation Landscape and Setting Priorities for Conservation Action. World Wild life Fund, Washington, DC, USA.
- Diamond SE, Frame AM, Martin RA, Buckley LB (2011) Species traits predict phenological responses to climate change in butterflies. *Ecology* 92: 1005-1012.
- Díaz S, Cabido M, Casanoves F (1999) Functional implications of traitenvironment linkages in plant communities. En: Weiher E, Keddy PA (eds) *Ecological assembly rules: Perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambrige, pp 338–362.
- Díaz S, Cabido M (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 646-655.
- Díaz S, Gurvich DE, Pérez HN, Cabido M (2002) ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Boletín de la Sociedad Botánica de Argentina* 37: 135-140.
- Díaz S, Lavorel S, Chapin III FS, Tecco PA, Gurvich DE, Grigulis K (2006) Functional diversity – at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters. En: Canadell J, Pitelka LF, Pataki D (eds) *Terrestrial ecosystems in a changing World*. Canadell, pp 103-113.



- Díaz S, Lavorel S, Stuart Chapin F, Tecco PA, Gurvich DE, Grigulist K (2007a) Functional Diversity – at the Crossroads between Ecosystem Functioning and Environmental Filters. En: Canadell JG, Pataki DE, Pitelka LF (eds) *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer-Verlag, Nueva York, pp 81-91.
- Díaz S, Lavorel S, De Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson TM (2007b) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104: 20684–20689.
- Dinno A (2017) Conover.prueba: Conover-Iman Prueba of Multiple Comparisons Using Rank Sums. R package version 1.1.4. <https://CRAN.R-project.org/package=conover.prueba>
- Dirzo R, Raven PH (2003) Global state of biodiversity and loss. *Annual Reviews Environment and Resources* 28: 137-167.
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzales L, Tablada M, Robledo CW (2016) InfoStat version 2016. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Donald PF (2004) Biodiversity impact of some agricultural commodity production systems. *Conservation Biology* 18: 17-38.
- Doube BM (1983) The habitat preference of some bovine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in Hluhluwe Game Reserve, South Africa. *Bulletin of Entomological Research* 73: 357-371.
- Doube BM (1990) A functional classification for analysis of the structure of dung beetles assemblages. *Ecological entomology* 15: 371-383.
- Duncan FD, Byrne MJ (2000) Discontinuous gas exchange in dung beetles: patterns and ecological implications. *Oecologia* 12: 452-458.

E

- Edmonds WD (2010) A taxonomic review of the neotropical genus *Coprophanaeus* Olsoufieff, 1924 (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *A Journal of World Insect Systematics* 129: 1-111.
- Edney EB (1971) Body temperatures of tenebrionid beetles in the Namib Desert of Southern Africa. *Journal of experimental biology* 55: 253-272.
- Edwards FA, Edwards DP, Larsen TH, Hsu WW, Benedick S, Chung A, Vun Khen C, Wilcove DS, Hamer KC (2014) Does logging and forest conversion to oil palm agriculture alter functional diversity in a biodiversity hotspot? *Animal Conservation* 17: 163–173.



Erasmus BFN, Van Jaarsveld AS, Chown SL, Kshatriya M, Wessels KJ (2002) Vulnerability of South African animal taxa to climate change. *Global Change Biology* 8: 679–693.

Estrada A, Coates-Estrada R (1991) Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of tropical ecology* 7: 459-474.

Evans MEG, Forsythe TG (1984) A comparison of adaptations to running, pushing and burrowing in some adult Coleoptera: especially Carabidae. *Journal of Zoology* 202: 513-534.

F

Feer F, Pincebourde S (2005) Diel flight and ecological segregation within an assemblage of tropical forest dung and carrion beetles. *Journal of Tropical Ecology* 21: 21-30.

Feinsinger P, Spears EE, Poole RW (1981) A simple measure of niche breadth. *Ecology* 62: 27-32.

Filgueiras BKC, Liberal CN, Aguiar CDM, Hernández MIM, Iannuzzi L (2009) Attractivity of omnivore carnivore and herbivore mammalian dung to Scarabaeinae (Coleoptera Scarabaeidae) in a tropical Atlantic Forest remnant. *Revista Brasileira de Entomologia* 53: 422–427.

Filgueiras BKC, Tabarelli M, Leal I, Vaz-De-Mello FZ, Iannuzzi L (2015) Dung beetle persistence in human-modified landscapes: combining indicator species with anthropogenic land uses and fragmentation- related effects. *Ecological indicator* 55: 65–73.

Filloy J, Zurita GA, Corbelli J, Bellocq MI (2010) On the similarity among bird communities: pruebaing the influence of distance and land use. *Acta Oecologica* 36: 333–338.

Fincher GT, Stewart TB, Davis R (1970) Attraction of coprophagous beetles to dung of various animals. *Journal of Parasitology* 56: 378-383.

Fleurat-Lessard F, Dupuis SA (2010) Comparative analysis of upper thermal tolerance and CO2 production rate during heat shock in two different European strains of *Sitophilus zeamais* (Coleoptera: Curculionidae). *Journal of Stored Products Research* 46: 20-27.

Flynn DFB, Gogol-Prokurat M, Nogeire T, Molinari N, Trautman Richers B, Lin BB, Simpson N, Mayfield MM, DeClerck F (2009) Loss of functional diversity under land useintensification across multiple taxa. *Ecology letters* 12: 22-33.

Folk DG, Hoekstra LA, Gilchrist GW (2007) Critical thermal maxima in knockdown-selected *Drosophila*: are thermal endpoints correlated?. *The Journal of Experimental Biology* 210: 2649-2656.



Fox J & Weisberg S (2011) An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. URL: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>.

Futuyma DJ (1998) Form and function. En: Sinauer AD (ed) Evolutionary biology, Courier Westford, Inc, USA, pp 524.

G

Galbiati C, Bensi C, Conceição CHC, Florcoviski JF, Calafiori MH (1995) Estudo comparativo entre besouros do esterco *Dichotomius anaglypticus* (Mann., 1829) e *Onthophagus gazella* (F.), sobre a pastagem, em condições brasileiras. Ecosistema 20: 109-118

Galindo-Leal C, Gusmão Câmara I (2003) Atlantic Forest hotspot status: an overview. En: Galindo-Leal C, Gusmão Câmara I (eds) Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook. Washington, D.C, USA, pp 3-11.

Gallego B, Verdú JR, Carrascal LM, Lobo JM (2016) A protocol for analysing thermal stress in insects using infrared thermography. Journal of thermal biology 56: 113-121.

Gallego B, Verdú JR, Lobo JM (2018) Comparative thermoregulation between different species of dung beetles (Coleoptera: Geotrupinae). Journal of thermal biology DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.03.009>.

Gangenova E, Zurita GA, Marangoni F (2018) Changes to anuran diversity following forest replacement by tree plantations in the southern Atlantic forest of Argentina. Forest Ecology and Management DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.03.038>.

Gardner TA, Hernández MIM, Barlow J, Peres CA (2008) Understanding the biodiversity consequences of habitat change: the value of secondary and plantation forests for neotropical dung beetles. Journal of applied ecology 45: 883-893.

Gagic V, Bartomeus I, Jonsson T, Taylor A, Winqvist C, Fischer C, Slade EM, Steffan-Dewenter I, Emmerson M, Potts SG, Tscharntke T, Weisser W, Bommarco R (2015) Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. Proceeding B Society 282: 20142620 DOI: 10.1098/rspb.2014.2620.

Garland T, Huey RB, Bennett AF (1991) Phylogeny and coadaptation of thermal physiology in lizards: a reanalysis. Evolution 45: 1969–1975.

Génier F (1998) A revision of the neotropical genus *Ontherus* Erichson (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). The Coleopterists Bulletin 52: 270-274.



- Génier F (2009) Le genre *Eurysternus* Dalmas, 1824. (Scarabaeidae: Scarabaeinae: Oniticellini), Révision taxonomique et clés de détermination illustrées. Pensoft Series Faunistica 85: 1-430.
- Gerisch M, Agostinelli V, Henle K, Dziöck F (2012) More species, but all do the same: contrasting effects of flood disturbance on ground beetle functional and species diversity. *Oikos* 121: 508-512.
- Giménez Gómez VC, Lomáscolo SB, Zurita GA, Ocampo F (2017) Daily Activity Patterns and Thermal Tolerance of Three Sympatric Dung Beetle Species (Scarabaeidae: Scarabaeinae: Eucraniini) from the Monte Desert, Argentina. *Neotropical Entomology* DOI: 10.1007/s13744-017-0567-2.
- Giménez Gómez VC, Verdú JR, Gómez-Cifuentes A, Vaz-de-Mello FZ, Zurita GA (2018a) Influence of land use on the trophic niche overlap of dung beetles in the semideciduous Atlantic forest of Argentina. *Insect conservation and diversity* 11: 554-564.
- Giménez Gómez VC, Verdú JR, Guerra Alonso C, Zurita GA (2018b). Relationship between land uses and diversity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the southern Atlantic forest of Argentina: which are the key factors?. *Biodiversity and Conservation* 27: 3201-3213.
- Giraud AR, Povedano H (2004) Avifauna de la región biogeográfica Paranaense o Atlántica Interior de Argentina: biodiversidad, estado del conocimiento y conservación. *Insugeo, Miscelánea* 12: 331-348.
- Gittings T, Giller P, Stakelum G (1994) Dung decomposition in contrasting temperate pastures in relation to dung beetle and earthworm activity. *Pedobiologia* 38: 455-474.
- Gómez-Cifuentes A, Giménez Gómez VC, Munevar Lozano A, Zurita GA (2015) Estructura y composición de las comunidades de escarabajos estercoleros (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en diferentes sistemas ganaderos del Bosque Atlántico de Argentina. *Entomología mexicana* 2: 588-594.
- Gómez-Cifuentes A, Munevar A, Gimenez VC, Gatti MG, Zurita GA (2017) Influence of land use on the taxonomic and functional diversity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the southern Atlantic forest of Argentina. *Journal of Insect Conservation* 21: 147-156.
- Gómez-Cifuentes A, Giménez Gómez VC, Moreno CE, Zurita GA (2018) Tree retention in cattle ranching systems partially preserves dung beetle diversity and functional groups in the semideciduous Atlantic forest: the role of microclimatic and soil conditions. *Basic and Applied Ecology* DOI: <https://doi.org/10.1016/j.baee.2018.10.002>.



- Gotelli NJ, Entsminger GL (2001) EcoSim: null modeling software for ecologists. <http://www.garyentsminger.com/ecosim/index.htm>.
- Gower JC (1971) A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties. *Biometric* 27: 857-874.
- Gregory N, Gómez A, Oliveira TMF de S, Nichols E (2015) Big dung beetles dig deeper: trait-based consequences for faecal parasite transmission. *International Journal for Parasitology* 2-3: 101-105.
- Griffiths HM, Louzada J, Bardgett RD, Beiroz W, Franca F, Tregidgo D, Barlow J (2015) Biodiversity and environmental context predict dung beetle-mediated seed dispersal in a tropical forest field experiment. *Ecological Society of America* 96: 1607-1619.
- Grime JP (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *British ecological society* 86: 902-910.

H

- Halffter G, Matthews EG (1966) The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Sociedad Mexicana de Entomología* 14: 1-312.
- Halffter G, Edmonds WD (1982) The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae): An ecological and evolutive approach. *Man and the Biosphere Program, UNESCO, Mexico*.
- Halffter G, Favila ME, Halffter V (1992) A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forests and derived ecosystems. *Revista Entomológica Mexicana* 84: 131-156.
- Halffter G, Favila M (1993) The Scarabaeinae (Insecta, Coleoptera) an animal group for analysing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rain forest and modified landscapes. *Biological International* 27: 15-21.
- Halffter G, Arellano L (2002) Response of Dung Beetle Diversity to Human-induced Changes in a Tropical Landscape. *Biotropica* 34: 144-154.
- Halffter G, Halffter V (2009) Why and where coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) eat seed, fruits or vegetable detritus. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa* 45: 1-22.
- Hamilton WJ (1973) *Life's color code*. McGraw-Hill, New York.
- Hammer O, Harper DAT, Ryan PD (2001) Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontología Electrónica* 4: 1-9.



- Hanafy HEM (2012) Effect of dung beetles, *Scarabaeus sacer* (Scarabaeidae: Scarabaeinae) on certain biochemical contents of leaves and fruits of tomato and squash plants. *Journal of Applied Science Research* 8: 4927-4936.
- Hanski I, Cambefort Y (1991) *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Hanski I, Cambefort Y (1991a) The Dung Insect Community. En Hanski I, Camberfort Y (eds) *Dung beetle ecology* Princeton University Press, Princeton, NJ, pp 5–21.
- Hanski I, Cambefort Y (1991b) The Dung Insect Community. En Hanski I, Camberfort Y (eds) *Dung beetle ecology* Princeton University Press, Princeton, NJ, pp 305–329.
- Hanski I, Cambefort Y (1991c) The Dung Insect Community. En Hanski I, Camberfort Y (eds) *Dung beetle ecology* Princeton University Press, Princeton, NJ, pp 330–349.
- Harrison JF, Woods HA, Roberts SP (2012) *Ecological and environmental physiology of insects*. Oxford University Press, New York.
- Hazell SP, Bale JS (2011) Low temperature thresholds: are chill coma and CTmin synonymous? *Journal of insect physiology* 57: 1085-1089.
- Heath JE, Hanegan JL, Wilkin PJ, Heath MS (1971) Adaptation to the thermal responses of insects. *Integrative and Comparative Biology* 11: 147–158.
- Heino J (2008) Patterns of functional biodiversity and function-environment relationships in lake littoral macroinvertebrates. *Limnology and Oceanography* 53: 1446-1455.
- Heinrich B, Bartholomew GA (1979) Roles of endothermy and size in inter- and intraspecific competition for elephant dung in an African dung beetle, *Scarabaeus laevistriatus*. *Physiological Zoology* 52: 484–496.
- Heinrich B (1993) *Hot-blooded Insects: Strategies and Mechanisms of Thermoregulation*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Hernández MIM (2002) The night and day of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) in the Serra do Japi, Brazil: elytra colour related to daily activity. *Revista Brasileira de Entomologia* 46: 597-600.
- Hernández MIM, Monteiro LR, Favila ME (2009) The role of body size and shape in understanding competitive interactions within a community of Neotropical dung beetles. *Journal of Insect Science* 11: 1–14.



- Hernández MIM, Vaz-de-Mello FZ (2009) Seasonal and spatial species richness variation of dung beetle (Coleoptera, Scarabaeidae s. str.) in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 53: 607–613.
- Hernández MIM, Monteiro LR, Favila ME (2011) The Role of Body Size and Shape in Understanding Competitive Interactions within a Community of Neotropical Dung Beetles. *Journal of Insect Science* 11: 1-14.
- Hernández MIM, Barreto PSCS, Costa VH, Creao-Duarte J, Favila ME (2014) Response of a dung beetle assemblage along a reforestation gradient in Restinga forest. *Journal of Insect Conservation* 18: 539–546.
- Hillebrand H, Matthiessen B (2009) Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional diversity research. *Ecology letters* 12: 1405-1419.
- Holter P, Scholtz C, Wardhaugh K (2002) Dung feeding in adult scarabaeines (tunnellers and endocoprids): even large dung beetles eat small particles. *Ecological Entomology* 27: 169-176.
- Holter P (2004) Dung feeding in hydrophilid, geotrupid and scarabaeid beetles: Examples of parallel evolution. *European Journal of Entomology* 101: 365-372.
- Holter P, Scholtz CH (2013) Elongated hindguts in desert-living dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) feeding on dry dung pellets or plant litter. *Journal of morphology* 274: 657-662.
- Holz S, Placci G (2003) Socioeconomic roots of biodiversity loss in Misiones. En: Galindo-Leal C, Gusmão Câmara I (eds) *Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook*. Washington, D.C, USA, pp 207-226.
- Hooper DUF, Chapin S, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3-35.
- Horgan FG, Fuentes RC (2005) Asymmetrical competition between Neotropical dung beetles and its consequences for assemblage structure. *Ecological entomology* 30: 182-193.
- Howden HF, Nealis VG (1975) Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of the Coprophagous scarab beetle fauna (Coleoptera). *Biotropica* 7: 77-83.



Huang C, Kim S, Altstatt A, Townshend JRG, Davis P, Tucker KS, Rodas CJ, Yanosky O, Clay A, Musinsky J (2007) Rapid loss of Paraguay's Atlantic forest between 1970s and 2000 and the status of protected areas. *Remote Sensing of Environment* 106: 460-466.

Huey RB, Bennett AF (1987) Phylogenetic studies of coadaptation: preferred temperatures versus optimal performance temperatures of lizards. *Evolution* 41: 1098–1115.

Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-427.

I

Iezzi ME, Cruz P, Varela D, De Angelo C, Di Bitetti MS (2018) Tree monocultures in a biodiversity hotspot: Impact of pine plantations on mammal and bird assemblages in the Atlantic Forest. *Forest Ecology and Management* <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.04.049>.

Inward DJG, Davies RG, Pergande C, Denham AJ, Vogler AP (2011) Local and regional ecological morphology of dung beetle assemblages across four biogeographic regions. *Journal of Biogeography* 38: 1668–1682.

Iwasa M, Maruo T, Ueda M, Yamashita N (2007) Adverse effects of ivermectin on the dung beetles, *Caccobius jessoensis* Harold, and rare species, *Copris ochus* Motschulsky and *Copris acutidens* Motschulsky (Coleoptera: Scarabaeidae), in Japan. *Bulletin of entomological research* 97: 619–625.

Izquierdo AE, De Angelo CD, Aide TM (2008) Thirty years of human demography and land use change in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina: an evaluation of the forest transition model. *Ecology Society* 13: 3.

J

Jameson ML, Ratcliffe BC (2002) Series Scarabaeiformia Crowson 1960, Superfamily Scarabaeoidea Latreille 1802: Introduction. En: Arnett HR, Thomas MC, Skelley PE, Frank JH (eds) *American Beetles. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea*. Press, Florida, Volúmen 2.

Jennings SB, Brown ND, Sheil D (1999) Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry* 72: 59–73.

K

Käfer H, Kovac H, Stabentheiner A (2012) Upper thermal limits of honeybee (*Apis mellifera*) and yellowjacket (*Vespula vulgaris*) foragers. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* 18: 267-270.



- Kenyon TM, Mayfield MM, Monteith GB, Menéndez R (2016) The effects of land use change on native dung beetle diversity and function in Australia's Wet Tropics. *Austral Ecology* DOI: <https://doi.org/10.1111/aec.12366>.
- Kingsolver JG (2009) The Well-Tempered Biologist. *The American Naturalist* 174: 755-768.
- Klok CJ, Sinclair BJ, Chown SL (2004) Upper thermal tolerance and oxygen limitation in terrestrial arthropods. *The journal of experimental biology* 207: 2361-2370.
- Kovac H, Stabentheiner A, Schmaranzer S (2010) Thermoregulation of water foraging honeybees—balancing of endothermic activity with radiative heat gain and functional requirements. *Journal of Insect Physiology* 56: 1834–1845.
- Kovac H, Stabentheiner A (2012) Thermoregulation of foraging honeybees on flowering plants. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* 18: 271-274.
- Kovac H, Käfer H, Stabentheiner A, Costa C (2014) Metabolism and upper thermal limits of *Apis mellifera carnica* and *A. m. ligustica*. *Apidologie* 45: 664-677.
- Krebs CJ (2009) *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. University of British Columbia, Vancouver. Pearson, 6th Edition.
- Krell-Westerwalbesloh S, Krell FT, Linsenmair E (2004) Diel separation of Afrotropical dung beetle guilds—avoiding competition and neglecting resources (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Journal of Natural History* 38: 2225-2249.
- Kristensen TN, Loeschcke V, Hoffmann AA (2007) Can artificially selected phenotypes influence a component of field fitness? Thermal selection and fly performance under thermal extremes. *Proceedings of the Royal Society of London B* 274: 771–778.
- Kristensen TN, Hoffmann AA, Overgaard J, Sørensen JG, Hallas R, Loeschcke V (2008) Costs and benefits of cold acclimation in field-released *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105: 216–221.
- Krogh A, Zeuthen E (1941) The mechanism of flight preparation in some insects. *Journal of experimental Biology* 18: 1-10.
- Krüger K, Scholtz CH (1997) Lethal and sublethal effects of ivermectin on the dung breeding beetles *Euoniticellus intermedius* (Reiche) and *Onitis alexis* Klug (Coleoptera, Scarabaeidae). *Agriculture, Ecosystem & Environment* 61: 123–131.
- Kumbasli M, Makineci E, Cakir M (2010) Long term effects of red deer (*Cervus elaphus*) grazing on soil in a breeding area. *Journal of Environmental Biology* 31: 185-188.

**L**

- LaBarbera M (1989) Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 97–117.
- Laliberté E, Legendre P (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299–305.
- Laliberté E, Wells JA, DeClerck F, Metcalfe DJ, Catterall CP, Queiroz C, Aubin I, Bonser SP, Ding Y, Fraterrigo JM, McNamara S, Morgan JW, Merlos DS, Vesik PA, Mayfield MM (2010) Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters* 13: 76–86.
- Larsen TH, Forsyth A (2005) Trap Spacing and Transect Design for Dung Beetles Biodiversity Studies. *Biotropica* 37: 322–325.
- Larsen TH, Williams N, Kremen C (2005) Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters* 8: 538–547.
- Larsen TH, Lopera A, Forsyth A (2007) Understanding Trait-Dependent community disassembly: dung beetles, density functions, and forest fragmentation. *Conservation Biology* 22: 1288–1298.
- Larsen TH, Lopera A, Forsyth A, Génier F (2009) From coprophagy to predation: a dung beetle that kills millipedes. *Biology Letters* 5: 152–155.
- Larsen TH (2011) Upslope range shifts of Andean dung beetles in response to deforestation: compounding and confounding effects of microclimatic change. *Biotropica* 44: 82–89.
- Lavorel S, McIntyre S, Landsberg J, Forbes TDA (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 474–478.
- Lavorel S, Garnier E (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem function from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545–556.
- Lawton JH, Naeem S, Thompson LJ, Hector A, Crawley MJ (1998) Biodiversity and ecosystem function: getting the Ecotron experiment in its correct context. *Functional Ecology* 12: 848–852.
- Lenth R (2018) emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.2.3. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>.



- Lighton JRB, Turner RJ (2004) Thermolimit respirometry: an objective assessment of critical thermal maxima in two sympatric desert harvester ants, *Pogonomyrmex rugosus* and *P. californicus*. *The Journal of Experimental Biology* 207: 1903-1913.
- Liu Y, Rothenwohrer C, Scherber C, Batáry P, Elek Z, Steckel J, Erasmi S, Tschardt T, Westphal C (2014) Functional beetle diversity in managed grasslands: effects of region, landscape context and land use intensity. *Landscape Ecology* 29: 529-540.
- Lobo JM, Lumaret JP, Jay-Robert P (1998) Sampling dung beetles: effects of abiotic factors and farm practices. *Pedobiologie* 42: 252–266.
- Loeschcke V, Hoffmann AA (2007) Consequences of heat hardening on a field fitness component in *Drosophila* depend on environmental temperature. *American Naturalist* 169: 175–183.
- Lohbeck M, Poorter L, Paz H, Pla H, van Breugel M, Martínez-Ramos M, Bongers F (2012) Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14: 89-96.
- Lopes J, Korasaki V, Catelli LL, Marcal VVM, Nunes MPBP (2011) A comparison of dung beetle assemblage structure (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) between an Atlantic forest fragment and adjacent abandoned pasture in Paraná, Brazil. *Zoologia* 28: 72-79.
- López A, Miqueralena A, Menni R (2003) *Serie Técnica y Didáctica*. La Plata, Buenos Aires.
- Louzada JNC, Carvalho e Silva PR (2009) Utilisation of introduced Brazilian pastures ecosystems by native dung beetles: diversity patterns and resource use. *Insect Conservation and Diversity* 2: 45-52.
- Louzada J, Lima AP, Matavelli R, Zambaldi L, Barlow J (2010) Community structure of dung beetles in Amazonian savannas: role of fire disturbance, vegetation and landscape structure. *Landscape ecology* 25: 631-641.
- Lumaret JP, Iborra O (1996) Separation of trophic niches by dung beetles (Coleoptera Scarabaeoidea) in overlapping habitats. *Pedobiologia* 40: 392-404.

M

- Madle H (1934) Zur Kenntnis der Morphologie, Ökologie und Physiologie von *Aphodius rufipes* LIN. und einigen verwandten Arten. *Zoologische Jahrbücher (Anatomie und Ontogenie der Tiere)* 58: 303-396.
- Marsh CJ, Louzada J, Beiroz W, Ewers RM (2013) Optimising bait for pitfall trapping of Amazonian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *PLoS One* 8: e73147.



- Martínez I, Lumaret JP, Ortiz-Zayas R, Kadiri N (2017) The effects of sublethal and lethal doses of ivermectin on the reproductive physiology and larval development of the dung beetle *Euoniticellus intermedius* (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Canadian Entomologist* 149: 461–472.
- Martín-Piera F, Lobo JM (1996) A comparative discussion of trophic preference in dung beetles communities. *Miscelania Zoológica* 19: 13-30.
- May ML (1976) Thermoregulation and adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Ecological Monographs* 46: 1–32.
- May ML (1978) Thermal adaptations of dragonflies. *Odanotologica* 7: 27–47.
- May ML (1985) *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*. Kerkut GA, Gilbert LI (eds). Pergamon Press, Oxford.
- Mayfield MM, Bonser SP, Morgan JW, Aubin I, McNamara S, Vesk PA (2010) What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography* 19: 423-431.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *TRENDS in Ecology and Evolution* 21: 178-185.
- McIntyre S, Lavorel S (1994) How environmental and disturbance factors influence species composition in temperate Australian grasslands. *Journal of Vegetation Science* 5: 373–384.
- Menegaz P, Arellano L, Hernández MIM, Lopez S (2015) Response of the copro-necrophagous beetle (Coleoptera: Scarabaeinae) assemblage to a range of soil characteristics and livestock management in a tropical landscape. *Journal of Insect Conservation* 19: 947–960.
- Merrick MJ, Smith RJ (2004) Temperature regulation in burying beetles (*Nicrophorus* spp.: Coleoptera: Silphidae): effects of body size, morphology and environmental temperature. *The journal of experimental biology* 207: 723-733.
- Micheli F, Halpen BS (2005) Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters* 8: 391-400.
- Milder JC, Lassoie JP, Bedford BL (2008) Conserving biodiversity and ecosystem function through limited development: an empirical evaluation. *Conservation Biology* 22: 70–79.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystems and human well-being: current state and trends*. Island Press, Washington, DC.



- Miller A (1961) The mouth parts and digestive tract of adult dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Entomologia Generalis* 13: 95-114.
- Morecroft MD, Taylor ME, Oliver HR (1998) Air and soil microclimates of deciduous woodland compared to an open site. *Agricultural and Forest Meteorology* 90: 141-156.
- Morón MA, Ratcliffe BC, Deloya C (1997) Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera: Lamellicornia. CONABIO y Sociedad Mexicana de Entomología, México, Vol I.
- Morón MA (2003) Atlas de los Escarabajos de México. Familias Scarabaeide, Trogidae, Passalidae y Lucanidae. Argania Editio, Barcelona, Vol II.
- Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24: 867-876.
- Mouillot D, Graham NAI, Villéger S, Mason NWH, Bellwood DR (2013) A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecology Evolution* 28: 167-177.
- Munévar A, Rubio GD, Zurita GA (2018) Changes in spider diversity through the growth cycle of pine plantations in the semi-deciduous Atlantic forest: The role of prey availability and abiotic conditions. *Forest Ecology and Management* <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.03.025>.
- Myers M, Mittermeir RA, Mittermeir CG, Da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Myers N, Knoll AH (2001) The biotic crisis and the future of evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 5389-5392.

N

- Naeem S (2002) Disentangling the impacts of diversity on ecosystem functioning in combinatorial experiments. *Ecology* 83: 2925–2935.
- Naeem S, Wright JP (2003) Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solution to a seemingly insurmountable problem. *Ecology letters* 6: 567-579.
- Navarrete D, Halffter G (2008) Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) diversity in continuous forest, forest fragments and cattle pastures in a landscape of Chiapas, Mexico: the effects of anthropogenic changes. *Biodiversity Conservation* 17: 2869-2898.



- Navarrete-Heredia JL, Galindo-Miranda NE (1997) Escarabajos asociados a Basidiomycetes en San Jose de los Laureles, Morelos, Mexico (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana* 99: 1-16.
- Nealis VG (1977) Habitat associations and community analysis of South Texas dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *Canadian Journal of Zoology* 55: 138-147.
- Nervo B, Tocco C, Caprio E, Palestini C, Rolando A (2014) The effects of body mass on dung removal efficiency in dung beetles. *PLoS ONE* 9: e107699.
- Nichols E, Larsen T, Spector S, Davis AL, Escobar F, Favila M, Vulinec K (2007) Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: a quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation* 137: 1-19.
- Nichols E, Spector S, Louzada J, Larsen T, Amezcuita S, Favila ME (2008) Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological conservation* 141: 1461-1474.
- Nichols E, Gardner TA, Peres CA, Spector S (2009) Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. *Oikos* 118: 481-487.
- Nichols E, Uriarte M, Bunker DE, Favila ME, Slade EM, Vulinec K, Larsen T, Vaz-de-Mello FZ, Louzada J, Naeem S, Spector SH (2013) Trait-dependent response of dung beetle populations to tropical forest conversion at local and regional scales. *Ecology* 94: 180-189.
- Novacek MJ, Cleland EE (2001) The current biodiversity extinction event: scenarios for mitigation and recovery. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 5466-5470.
- Nunes CA, Braga RF, de Moura Resende F, de Siqueira Neves F, Cortes Figueira JE, Fernandes GW (2018) Linking Biodiversity, the Environment and Ecosystem Functioning: Ecological Functions of Dung Beetles Along a Tropical Elevational Gradient. *Ecosystem* DOI: <https://doi.org/10.1007/s10021-017-0216-y>.
- Nuñez-Bustos EO, Favre P, Bertolini MP, Turner JD, Sourakou A (2011) Mariposas diurnas (Lepidoptera: Papilionoidea y Hesperioidea) de la reserva privada Osununú-Parque Provincial Teyú Cuaré y alrededores de San Ignacio, provincia de Misiones, Argentina. *Tropical Lepidoptera Research* 21: 34-42.

O



- Ocampo FC, Hawks DC (2006) Molecular phylogenetics and evolution of the food relocation behaviour of the dung beetle tribe Euraniini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Invertebrate Systematics* 20: 557-570.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHM, Szoecs E, Wagner H (2017) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-3.
- Oliveira-Filho AT, Fontes IAM (2000) Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in Southeastern Brazil and the Influence of climate. *Biotropica* 32: 793–810.
- Orlandi Laureto LM, Cianciaruso MV, Menezes Samia DS (2015) Functional diversity: an overview of its history and applicability. *Natureza & Conservação* 13: 112-116.
- Osberg DC, Doube BM, Hanrahan SA (1994) Habitat specificity in African dung beetles. The effect of soil type on the survival of dung beetle immatures (Coleoptera Scarabaeidae). *Tropical Zoology* 7: 1-10.

P

- Paine TD, Birch MC, Svihra P (1981) Niche breath and resource partitioning by four sympatric species of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Oecologia* 48: 1–6.
- Peck SB, Forsyth A (1982) Composition, structure and competitive behavior in a guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Canadian journal of zoology* 60: 1624-1634.
- Petchey OL, Gaston KJ (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letter* 9: 741–758.
- Piccini I, Nervo B, Forshage M, Celi L, Palestrini C, Rolando A, Roslin T (2018) Dung beetles as drivers of ecosystem multifunctionality: Are response and effect traits interwoven?. *Science of the Total Environment* 616-617: 1440-1448.
- Peyras M, Vespa N, Bellocq M, Zurita G (2012) Quantifying edge effects: the role of habitat contrast and species specialization. *Journal of Insect Conservation* 17: 807-820.
- Philips K, Pretorius E, Scholtz C (2004) A phylogenetic analysis of dung beetles (Scarabaeinae: Scarabaeidae): unrolling an evolutionary history. *Invertebrate Systematics* 18: 53–88.
- Pineda E, Moreno C, Escobar F, Halffter G (2005) Frog, bat and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, Mexico. *Conservation Biology* 19: 400–410.



- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Core Team (2018) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-131.1, <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Pla L, Casanoves F, Di Rienzo J, Fernandez F, Finegan B (2008) Confidence intervals for functional diversity indices considering species abundance. XXIV International Biometric Conference. Dublin, 2008.
- Poff NL, Olden JD, Vieira NKM, Finn DS, Simmons MP, Kondratieff BC (2006) Functional trait niches of North American lotic insects: traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. *Journal of the North American Benthological Society* 25: 730-755.
- Prinzing A, Reiffers R, Braakhekke WG, Hennekens SM, Tackenberg O, Ozinga WA, Schaminée JHJ, Van Groenendael J (2008) Less lineages – more trait variation: phylogenetically clustered plant communities are functionally more diverse. *Ecology Letters* 11: 809–819.
- Puker A, Correa CMA, Korasaki V (2014) Deltochilini and Phanaeini dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in introduced and native ecosystems of Brazil. *Journal of natural history* 48: 2105-2116.

Q

- Quintero I, Roslin T (2005) Rapid recovery of dung beetle communities following habitat fragmentation in central Amazonia. *Ecology* 12: 3303– 3311.

R

- R Development Core Team (2017) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Ratcliffe BC, Jameson ML, Smith ABT (2002) Scarabaeidae Latreille 1802. En: Arnett HR, Thomas MC, Skelley PE, Frank JH (eds) *American Beetles. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea*. CRC Press, Florida, Vol 2.
- Ratcliffe BC (2013) The Dung and Carrion Feeding Scarabs (Coleoptera: Scarabaeoidea) of an Amazonian Blackwater Rainforest: Results of a Continuous, 56-Week, Baited-Pitfall Trap Study. *Coleopterists Bulletin* 67: 481-520.
- Reis M, Vieira CP, Morales-Hojas R, Aguiar B, Rocha H, Schlötterer C, Vieira J (2011) A comparative study of the short term cold resistance response in distantly related *Drosophila* species: The role of regucalcin and frost. *PLoS ONE* 6: e25520.



Ribeiro MC, Metzger JP, Camargo Martensen A, Ponzoni FJ, Hirota MM (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142: 1141-1153.

Rosenfeld JS (2002) Functional redundancy in ecology and conservation. *OIKOS* 98: 156-162.

Rössner E (2012) Die Hirschkäfer und Blatthornkäfer Ostdeutschlands (Coleoptera: Scarabaeoidea). Verein der Freunde & Förderer des Naturkundemuseums Erfurt e. V., Erfurt.

Rubio GD (2016) Using a jumping spider fauna inventory (Araneae: Salticidae) as an indicator of their taxonomic diversity in Misiones, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 64: 875–883.

S

Salomão RP, Maia ACD, Bezerra BM, Iannuzzi L (2017) Attractiveness of different food resources to dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) of a dry tropical area. *Neotropical Entomology* 47: 69-78.

Scheffler PY (2005) Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity and community structure across three disturbance regimes in eastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 21: 9–19.

Schleuter D, Daufresne M, Massol F, Argillier C (2010) A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs* 80: 469-484.

Schmitte T, Thorsten KF, Linsenmair E (2004) Quinone mixture as attractant for necrophagous dung beetles specialized on dead millipedes. *Journal of Chemical Ecology* 30: 731- 740.

Sexton JP, Montiel J, Shay JE, Stephens MR, Slatyer RA (2017) Evolution of ecological niche breadth. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48: 183-206.

Shahabuddin, Manuwoto S, Hidayat P, Noerdjito WA, Schulze CH (2008) The Role of Coprophagous Beetles on Dung Decomposition and Enhancement OF Soil Fertility: Effect Of Body Size, Species Diversity and Biomass. *Jurnal Biologi Indonesia* 5: 109-119.

Shahabuddin, Hidayat P, Manuwoto S, Noerdjito WA, Tschardt T, Schulze CH (2010) Diversity and body size of dung beetles attracted to different dung types along a tropical land-use gradient in Sulawesi, Indonesia. *Journal of Tropical Ecology* 26: 53–65.

Sheldon KS, Tewksbury JJ (2014) The impact of seasonality in temperature on thermal tolerance and elevational range size of tropical and temperate beetles. *Ecology* 95: 2134–2143.



- Silveira FAO, Vaz-de-Mello FZ, Fernandes GW, Santos JC, Viana LR, Falqueto SA (2006) Predation on *Atta laevigata* (Smith 1858) (Formicidae Attini) by *Canthon virens* (Mannerheim 1829) (Coleoptera Scarabaeidae). *Tropical Zoology* 19: 1-7.
- Slade EM, Mann DJ, Villanueva JF, Lewis OT (2007) Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 76: 1094–1104.
- Slade EM, Riutta T, Roslin T, Tuomisto HL (2016) The role of dung beetles in reducing greenhouse gas emissions from cattle farming. *Nature* 6: 18140.
- Smith RJ (1980) Rethinking allometry. *Journal of Theoretical Biology* 87: 97–111.
- Smyth AK, Brandle R, Chewings V, Read J, Brook A, Fleming M (2009) A framework for assessing regional biodiversity condition under changing environments of the arid Australian rangelands. *Rangeland Journal* 31: 87–101.
- Sneed ED, Folk RL (1958) Pebbles in the lower Colorado river, Texas, a study in particle morphogenesis. *Journal of Geology* 66: 114-150.
- Solan M, Cardinale BJ, Downing AL, Engelhardt KAA, Ruesink JL, Srivastava DS (2004) Extinction and Ecosystem Function in the Marine Benthos. *Science* 306: 1177-1180.
- Sowig P, Wassmer T (1994) Resource partitioning in coprophagous beetles from sheep dung: phenology and microhabitat preference. *Nomenclator Zoologicus* 121: 171-192.
- Sowig P (1995) Habitat selection and offspring survival rate in three paracoprid dung beetles: the influence of soil type and soil moisture. *Ecography* 18: 147–154.
- Spector S, Forsyth AB (1998) Indicator taxa for biodiversity assessment in the vanishing tropics. *Conservation Biology* 1: 181–209.
- Spector S (2006) Scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): an invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *The Coleopterists Bulletin* 60: 71-83.
- Spicer JJ, Gaston KJ (1999) *Physiological Diversity and Its Ecological Implications*. Blackwell, Oxford.
- Srivastava DS, Vellend M (2005) Biodiversity-ecosystem function research: is it relevant to conservation?. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 267–294.
- Srur M, Gatti F, Benesovsky V, Herrera J, Melzew R, Camposano M (2009) Los tipos de vegetación y ambientes del Parque Nacional Iguazú y su distribución en el paisaje. En Carpinetti B et al.



(eds) Parque Nacional Iguazú, conservación y desarrollo en la Selva Paranaense de Argentina. Administración de Parques Nacionales, Buenos Aires, Argentina, pp 99-118.

Stabentheiner A, Kovac H, Hetz SK, Käfer H, Stabentheiner G (2012) Assessing honeybee and wasp thermoregulation and energetics — New insights by combination of flow-through respirometry with infrared thermography. *Thermochimica acta* 534: 77-86.

Steneck RS (2001) Functional groups. En: Levins S.A (ed) *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press Inc, San Diego, CA, pp 121-139.

Stokstad E (2005) Louisiana's Wetlands Struggle for Survival. *Science* 310: 1264-1266.

Suding KN, Goldberg DE (2001) Do disturbances alter competitive hierarchies? Mechanisms of change following gap creation. *Ecology* 82: 2133–2149.

Szumik C, Agesen L, Casagrande D, Arzamendia V, Baldo D, Claps LE, Cuezco F, Díaz Gómez JM, Di Giacomo A, Giraudo A, Goloboff P, Gramajo C, Kopuchian C, Kretschmar S, Lizarralde M, Molina A, Mollerach M, Navarro F, Nomdedeu S, Panizza A, Pereyra VV, Sandoval M, Scrocchi S, Zuloaga FO (2012) Detecting areas of endemism with a taxonomically diverse data set: plants, mammals, reptiles, amphibians, birds and insects from Argentina. *Cladistics* 28: 317-329.

T

Tilman D (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80: 1455–1474.

Tilman D (2001) Functional diversity. En: Levin SA (ed) *Encyclopedia of Biodiversity*, Academic Press. San Diego, CA, pp 109–120.

Tonelli M, Verdú JR, Zunino M (2017) Effects of grazing intensity and the use of veterinary medical products on dung beetle biodiversity in the sub-mountainous landscape of Central Italy. *PeerJ* 5:e2780.

Tonelli M (2017) Effect of different pasture management on dung beetles communities in a sub-mountainous landscape of central Italy: a multicomponent biodiversity and ecological process analysis. Tesis doctoral. <http://hdl.handle.net/10045/65761>.

Tsianou MA, Kallimanis AS (2016) Different species traits produce diverse spatial functional diversity patterns of amphibians. *Biodiversity and Conservation* 25: 117-132.

Tshikae BP, Davis ALV, Scholtz CH (2013) Species richness - Energy relationships and dung beetle diversity across an aridity and trophic resource gradient. *Acta Oecología* 49: 71-82.



Tuff KT, Tuff T, Davies KF (2016) A framework for integrating thermal biology into fragmentation research. *Ecology letter* 19: 361-374.

V

Vandewalle M, de Bello F, Berg MP, Bolger T, Dole'dec S, Dubs F, Feld CK, Harrington R, Harrison PA, Lavorel S, da Silva PM, Moretti M, Niemela J, Santos P, Sattler T, Sousa JP, Sykes MT, Vanbergen AJ, Woodcock BA (2010) Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation* 19: 2921-2947.

Vannier G (1994) The thermobiological limits of some freezing intolerant insects: the supercooling and thermostupor points. *Acta Oecología* 15: 31-41.

Vaz-de-Mello FZ, Edmonds WD, Ocampo FC, Schoolmeesters P (2011) A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). *Zootaxa* 2854: 1-73.

Verdú JR, Díaz A, Galante E (2004) Thermoregulatory strategies in two closely related sympatric *Scarabaeus* species (Coleoptera: Scarabaeinae). *Physiological Entomology* 29: 32-38.

Verdú JR, Galante E (2004) Behavioural and morphological adaptations for a low-quality resource in semi-arid environments: dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) associated with the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L). *Journal of natural history* 38: 705-715.

Verdú JR, Arellano L, Numa C (2006) Thermoregulation in endothermic dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): Effect of body size and ecophysiological constraints in flight. *Journal of Insect Physiology* 52: 854-860.

Verdú JR, Arellano L, Numa C, Mico E (2007a) Roles of endothermy in niche differentiation for ball-rolling dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) along an altitudinal gradient. *Ecological Entomology* 32: 544-551.

Verdú JR, Moreno CE, Sánchez-Rojas G, Numa C, Galante E, Halffter G (2007b) Grazing promotes dung beetle diversity in the xeric landscape of a Mexican biosphere reserve. *Biological Conservation* 140: 308-317.

Verdú JR, Lobo JM (2008) Ecophysiology of thermoregulation in endothermic dung beetles: Ecological and geographical implications. En: Fattorini S (ed) *Insect Ecology and Conservation*. Research Signpost, Kerala, India, pp 1-28.



- Verdú JR, Alba-Tercedor J, Jiménez-Manique M (2012) Evidence of different thermoregulatory mechanisms between two sympatric *Scarabaeus* species using infrared thermography and microcomputer tomography. *PLoS One* 7: e33914.
- Verdú JR, Cortez V, Ortiz AJ, González-Rodríguez E, Matinez-Pinna J, Lumaret JP, Lobo JM, Numa C, Sánchez-Piñedo F (2015) Low doses of ivermectin cause sensory and locomotor disorders in dung beetles. *Science* 5:13912.
- Verdú JR, Lobo JM, Sánchez-Piñero F, Gallego B, Numa C, Lumaret, JP, Cortez V, Ortiz A, Tonelli M, García-Teba, Rey A, Rodriguez A, Durán J (2018) Ivermectin residues disrupt dung beetle diversity, soil properties and ecosystem functioning: An interdisciplinary field study. *Science of the Total Environment* 618: 219-228.
- Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290-2301.
- Villéger S, Ramos Miranda J, Flores Hernández D, Mouillot S (2010) Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* 20: 1512-1522.
- Violle C, Navas M, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional. *Oikos* 116: 882-892.
- Vorhees AS, Bradley TJ (2012) Differences in critical thermal maxima and mortality across life stages of the mealworm beetle *Tenebrio molitor*. *The Journal of Experimental Biology* 215: 2319-2326.

W

- Walker BH, Kinzig A, Langridge (1999) Plant attributes diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystem* 2: 95-113.
- Wallace KJ (2007) Classification of ecosystem services: Problems and solutions. *Biological Conservation* 139: 235-246.
- Wardhaugh KG, Rodriguez-Menendez H (1988) The effects of the antiparasitic drug, ivermectin, on the development and survival of the dung-breeding fly, *Orthelia cornicina* (F) and the scarabaeine dung beetles, *Copris hispanus* L., *Bubas bubalus* (Olivier) and *Onitis belial* (F). *Journal of Applied Entomology* 106: 381–389.
- Warwick RM, Clarke KR (1995) New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine ecology and progress series* 129: 301-305.



- Warwick RM, Clarke KR (1998) Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of applied ecology* 35: 532-543.
- Weiher E (2011) A primer of trait and functional diversity. En: Magurran AE, McGill BJ (eds) *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press, Oxford, pp 175–193.
- Wertz S, Degrange V, Prosser JL, Poly F, Commeaux C, Guillaumaud N, Le Roux X (2007) Decline of soil microbial diversity does not influence the resistance and resilience of key soil microbial functional groups following a model disturbance. *Environmental Microbiology* 9: 2211-2219.
- Westoby M, Wright IJ (2006) Land-plant ecology on the basis of functional traits. *TRENDS in Ecology and Evolution* 21: 261-268.
- Wickham (2009) *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- Wu BS, Lee JK, Thompson KM, Walker VK, Moyes CD, Robertson RM (2002) Anoxia induces thermotolerance in the locust flight system. *Journal of Experimental Biology* 205: 815–827.

Y

- Young OP (1984) Perching of Neotropical Dung Beetles on Leaf Surfaces: An Example of Behavioral Thermoregulation?. *Biotropica* 16: 324-327.

Z

- Zaninovich SC, Fontana JL, Gatti MG (2016) Atlantic Forest replacement by non-native tree plantations: Comparing aboveground necromass between native forest and pine plantation ecosystems. *Ecology and Management* 363: 39-46.
- Zurita GA, Bellocq MI (2012) Bird assemblages in anthropogenic habitats: identifying a suitability gradient for native species in the Atlantic forest. *Biotropica* 44: 412–419.
- Zurita GA, Pe'er G, Bellocq MI, Hansbauer M (2012) Edge effects and their influence on habitat suitability calculations: A continuous approach applied to birds of the Atlantic forest. *Journal of Applied Ecology* 49: 503-512.



AGRADECIMIENTOS



Durante el desarrollo de esta tesis he contado con la ayuda y el apoyo de muchas personas que con/sin compromiso me ayudaron y acompañaron para que lograra mi sueño. A todos ellos quiero agradecerles de corazón. En especial quiero agradecer:

A mis directores de Tesis, quienes merecen mi mayor gratitud, no sólo por abrirme las puertas de sus respectivos lugares de trabajo y brindarme la oportunidad de realizar mi doctorado, sino además por su compañía, confianza y amistad. A Gustavo le agradezco por su paciencia y compañía durante estos años y por no dejarme sola ante los problemas. Por transmitirme seguridad, tranquilidad y confianza en todo momento, y por financiar desde sus proyectos todo el trabajo de campo de mi tesis. A José R. le agradezco por transmitirme sus conocimientos, su experiencia y la importancia de realizar la investigación con seriedad y responsabilidad. Muchas lágrimas derrame aprendiendo esto pero ahora veo que todo tenía un sentido, aprender y mejorar. También le agradezco su compañía a pesar de la distancia, su esfuerzo para venir a ayudarme o recibirme en España para trabajar, y por animarme a superarme cada día y dar lo mejor de mí. Finalmente por ayudarme con la compra de elementos necesarios para los experimentos de mi tesis. A Rodolfo le agradezco por su buena predisposición, por ayudarme en lo que hiciera falta y por su alegría de siempre. Gracias a los tres por todo el tiempo invertido, por sus grandes aportes a mi trabajo y por ayudarme a crecer tanto profesional como personalmente.

A mis tutores de Tesis: Dr. Diego Vázquez, Dr. Jorge Lobo y Dr. Mario Di Bitetti por sus consejos, sugerencias, ayuda y apoyo durante el proceso de mi tesis. Sin ningún compromiso aceptaron acompañarme y sus evaluaciones fueron un impulso para mi proyecto y para mí. Gracias a los tres por formar parte de este proceso tan importante y haber contribuido a mi trabajo.

A mis padres que me lo han dado todo. El ejemplo del esfuerzo, la perseverancia y la libertad de elegir, y sobre todo el apoyo cuando todo parecía imposible. Gracias a los dos por ser mi sostén tanto en los momentos lindos como en los de desesperación, por no dejarme bajar los brazos nunca y animarme a seguir luchando por mis objetivos. A mi hermana, son tantas cosas que a veces me cuesta resumirlas... no sólo me diste tu amor y compañía sino también a lo que más amo en la vida, a Lupita. Sé que te ha sido difícil a veces entenderme, pero estando de acuerdo o no siempre estuviste a mi lado.... GRACIAS. Al resto de mi familia, mi sobrina, mi hermano, primos y tíos por su compañía. A mi abuelita, que a pesar de su larga edad siempre pregunta por mí, se preocupa y me



acompaña desde donde está. Y a mis primos Martín y Natalia por regalarme parte de su tiempo y ayudarme con cosas de mi tesis.

A mis grandes amigas-hermanas, Zaira y Marina, por acompañarme desde el comienzo hasta el final en todo, por animarme a no bajar los brazos y hacerme saber siempre lo importante que soy en su vida. Gracias por enseñarme lo que es la verdadera amistad y aguantar mis ausencias. A Romina y Eliana también les agradezco mucho por acompañarme durante este largo proceso y escucharme en muchas ocasiones. Gracias a las cuatro por estar a mi lado, saben lo importante que son en mi vida.

A todos mis compañeros del GEFUCE por ayudarme, acompañarme y aguantarme estos años. A Andrés, gracias por todo. Que hubiese sido de mi sin tu paciencia?! Fuiste un gran compañero estos años, quién me recibió y quien hasta último momento estuvo conmigo. Quien me vio reír, llorar y enojarme. Gracias por tu apoyo. A Ana, por ser una gran amiga... Por darme esas palmadas en la espalda cuando las necesite, por aconsejarme y ayudarme a salir adelante en momentos de mi vida personal y académica. A Silvia por ser esa amiga y compañera que a pesar de la distancia siempre está presente en todo momento. Al resto de compañeros del GEFUCE, por estar en el día a día y compartir esta aventura a mi lado. Al resto de integrantes del Instituto de Biología Subtropical que fueron parte de este proceso directa o indirectamente. En especial agradezco a Lucía Cariola, Diego Gómez, Mariano, Fernando, Agustín Solari por ayudarme en el trabajo de campo. A Ariel un agradecimiento especial por la ayuda con la construcción de mapas y a Santiago por su ayuda con los análisis estadísticos.

A la Dra. Claudia Medina por ser mi compañera de camino desde aquel día que nos conocimos en Alicante. Me enseñaste a caminar en este mundo de la ciencia desde la tranquilidad, la seriedad y la paciencia. Gracias por creer en mí y considerar en todo momento que mi esfuerzo era muy valioso y que lo que hacía estaba súper. En muchas ocasiones fuiste quien me hizo ver el arcoíris en medio de la tormenta... GRACIAS.

Al Dr. Fernando Vaz de Mello por ayudarme con la identificación taxonómica y al Dr. Jhon César Neita Moreno por enseñarme a extraer las piezas bucales. Ambas cosas fundamentales para el desarrollo de mi tesis.



Al Dr. Fernando Casanoves por su asesoramiento y ayuda con los análisis de diversidad funcional y con el uso del programa FDiversity. Gracias por su tiempo y buena predisposición.

A los miembros del jurado quienes proporcionaron muy buenos aportes para mejorar el manuscrito de mi tesis. Gracias por su tiempo y dedicación.

A todos mis compañeros del laboratorio de Entomología de Mendoza por tratarme con el mismo cariño y respeto de siempre. A Belén y Jhon por ser esos amigos-compañeros incondicionales que con su tranquilidad me ayudaron a tomarme las cosas con más sabiduría y tranquilidad. Por ayudarme cuando lo necesite y aconsejarme. Al Dr. Sergio Roig por abrirme las puertas del laboratorio siempre que quise ir a trabajar un tiempo para allá.

A todos mis amigos-compañeros del Centro Iberoamericano de la Biodiversidad y a su directora, Dra. M^o Angeles Marcos García, por abrirme las puertas de su instituto para que pudiera trabajar allí. En especial agradezco a Jose María, Belén y Mattia por su apoyo, por ayudarme cuando lo necesite y por regalarme parte de su tiempo para sacarme dudas o simplemente para hablar de la vida. A David, gracias por ayudarme con las cuestiones administrativas de mis viajes.

A Vieyle y Amando, lindas personas que me hicieron parte de sus vidas en mis estancias en España. Gracias por su compañía, por disfrutar un poco de la vida conmigo y por acompañarme en esta última etapa de mi sueño.

A Daniela Oliva, por transmitirme paz y tranquilidad, por su aliento y ánimo en todo momento, por ser esa persona que en los viajes me cuidaba como si fuera su hermanita menor.... Por su compañerismo, sinceridad y cariño. Todo fue importante para seguir transitando este camino tan importante para ambas.

A mis madrinas, Cecilia Cabutti y Eliana Díaz, gracias a ambas por estar atentas siempre y animarme. Por apoyar y compartir mis locuras y logros.

Al “Grupo de los Antiguos” y a Marita un agradecimiento muy especial. Personas hermosas, humildes, cariñosas que siempre pero siempre estuvieron acompañándome en todo... desde que vivía en Mendoza hasta que me vine a Iguazú y en mis viajes a España. Gracias por ser mis segundos padres, sobre todo aquellos que me conocen desde pequeña.



Agradezco mucho también a todas las personas que conocí a los largo de estos años, en cursos, congresos, viajes... a todos ellos gracias por compartir en algún momento experiencias y anécdotas que quedaran en mi recuerdo por siempre. Gracias a todos los profesores que durante mi carrera de grado me impulsaron para que hoy en día esté donde estoy.

Al CONICET por haberme otorgado una beca para realizar mis estudios de doctorado. Al Instituto de Biología Subtropical, Centro Iberoamericano de la Biodiversidad y Laboratorio de entomología de Mendoza por otorgarme el espacio y equipamiento para llevar a cabo mi trabajo. Al Ministerio de Agricultura y a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica por financiar este proyecto.

A la Administración de Parques Nacionales, al Ministerio de Ecología de la provincia de Misiones y a Fauna y Medio Ambiente de la Nación por otorgarme los permisos necesarios para llevar a cabo todo el trabajo involucrado en esta tesis. Y a Guira Oga por proporcionarme material necesario para la tesis.

A la Universidad Nacional de Cuyo y al programa de postgrado en biología (PROBIOL) por permitir mi formación, y al personal administrativo del PROBIOL (Elisa, Mariana y Cecilia) por su buena predisposición desde un comienzo y facilitarme los trámites a la distancia.

A los escarabajos, que sin ellos nada de todo lo hecho podría haber sido posible. No sólo fueron mi objeto de estudio, de ellos aprendí que a pesar de que en el camino hayan mil obstáculos siempre hay que superarlos y seguir adelante para cumplir el objetivo que deseamos. Los vi rodar sus bolitas de estiércol y al hacerlo encontrarse con obstáculos, así todo, sea como sea logran superarlos y seguir rodando su bolita hasta la cueva. También los vi rodar elementos que superaban su tamaño, hasta una lagartija!, y aunque se veía que les costaba....igual lo intentaban con mucho esfuerzo. Eso se traduce en mi vida en que por más grande que sea el problema o el obstáculo nunca hay que bajar los brazos. A veces no se logra el objetivo, pero queda la satisfacción de haberlo intentado.

Finalmente, esta tesis no podría haberse realizado sin la energía, el ánimo y las ganas de quien la presenta. Así que me agradezco a mí misma por no bajar los brazos y por aprender a superar cada obstáculo con sabiduría, perseverancia, esfuerzo y mucha paciencia.